N° d'enregistrement au C.N.R.S.
A.O. 3323

ARTICLE PRINCIPAL RECOUVRANT EN PARTIE

LA THÈSE

Présentée

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE CAEN

Pour obtenir
le grade de Docteur Ès-Sciences
par

JEAN-JACQUES CLÉRET

La pigmentation des **JAERA ALBIFRONS** Leach. Equilibre du système pigmentaire et gènes responsables du polychromatisme

---

Soutenue devant la Commission d'Examen, le 17 Juin 1969

M. J. SIGNORET *Président*
M. C. BOCQUET *Rapporteur*
Mlle N. DEMEUSY, M. R. LEJUEZ } *Examinateurs*

ÉDITIONS DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41542712_0022

Arch. Zool. exp. gén., *tome* **111**, 447-493, 1970.

LA PIGMENTATION DES *JAERA ALBIFRONS* LEACH

V. EQUILIBRE DU SYSTÈME PIGMENTAIRE ET GÈNES RESPONSABLES DU POLYCHROMATISME (1)

par

Jean-Jacques CLÉRET
Laboratoire maritime de Luc-sur-Mer, 14

Manuscrit reçu le 14 avril 1970.

RÉSUMÉ

Ce mémoire consitue la synthèse de mes récents travaux sur la pigmentation des *Jaera albifrons* Leach. Il rassemble les éléments d'analyse du polychromatisme, principal indice connu de la variation génétique chez cette super-espèce.

Le système pigmentaire est décrit dans le phénotype sauvage, *nigrum granulatum uniforme*. Les chromatophores, dépourvus d'adaptabilité réversible, contiennent des chromogranules noirs. Tous les chromatophores sont semblables et tous les chromogranules ont le même aspect. Les ommatidies comprennent des cellules pigmentaires périphériques homologues des chromatophores et des cellules pigmentaires profondes différentes. Le pigment principal est un ommochrome.

Les chromatophores constituent des lignées cellulaires séparées précocement des autres tissus au cours de l'embryogenèse. Le système pigmentaire dérive d'un petit nombre de chromatophores primaires.

Le polychromatisme est réparti en quatre classes principales correspondant chacune à un niveau d'action génique sur le chromatophore.

1) Le polychromatisme lié à la nature du pigment rassemble plusieurs séries phénotypiques marquant, les unes un blocage de la pigmentogenèse dans des voies réduites ou oxydées, les autres une transformation secondaire de l'ommochrome *nigrum* au cours du développement post-embryonnaire.

2) Le polychromatisme chromogranulaire réunit des phénotypes caractérisés par une altération du développement des chromogranules. Les gènes de la série principale déterminent, par rapport à la normale *granulatum*, une réduction impor-

(1) Ce mémoire recouvre en partie la thèse de Doctorat d'Etat soutenue le 17 juin 1969 à l'Université de Caen (A.O. CNRS n° 3323).

tante du nombre des chromogranules et une altération de leurs dimensions.

3) Le polychromatisme de dégénérescence du système pigmentaire comprend plusieurs séries phénotypiques caractérisées par une destruction des chromatophores et éventuellement des cellules pigmentaires oculaires. Les effets de dégénérescence sont souvent incomplets et limités à certaines parties du corps. Après la phase critique, les chromatophores résistants peuvent compenser la dépigmentation par leur prolifération.

4) L'étude du polychromatisme structural, basé sur la répartition des chromatophores, est complétée. Plusieurs séries sont distinguées et interprétées par des interventions géniques sur :

— la migration des chromatophores primordiaux issus de la zone périneurale,

— la multiplication des chromatophores,

— la pénétration des chromatophores dans les tissus environnants.

L'analyse génétique du polychromatisme a mis en évidence 43 gènes répartis en cinq groupes de liaison. Le groupe I, le plus nombreux, comprend essentiellement des gènes du polychromatisme de nature du pigment et du polychromatisme structural. Le groupe IV ne comporte que des gènes du polychromatisme chromogranulaire.

L'ensemble des résultats acquis et les nombreuses souches d'élevage conservées en référence permettront de poursuivre l'analyse comparée des populations naturelles du complexe évolutif des *Jaera albifrons*. Cette super-espèce offre, du point de vue du polygénotypisme, des possibilités expérimentales intermédiaires entre celles des Sphéromes et des Drosophiles.

SUMMARY

This paper subsumes my recent works upon the pigmentation of *Jaera albifrons* Leach. It brings together the results of an analysis of the polychromatism which have been recognised as a good index of genetical variation within that superspecies.

The pigmentary system is described in the savage phenotype — *nigrum granulatum uniforme*. The chromatophores, though not capable of reversible adaptation, carry black chromogranules. All the chromatophores are like one another and all the chromogranules have the same aspect. The superficial pigmentary cells of the ommatidies are homologous to the chromatophores but the internal ones are not. The main pigment is an ommochrom.

During embryogenesis, pigmentary cellular strains show an early differenciation from the other tissues. The pigmentary system originates from a small number of primary chromatophores.

The polychromatism is divided in four main groups corresponding to different sites for genetic action upon the chromatophores.

1) The polychromatism due to the pigmentary nature includes some phenotypical series which result either from a stopping of the pigmentogenesis in reductive (or oxydative) states, or from a secondary transformation of the ommochrom *nigrum* during postembryonic development.

2) In the chromogranular polychromatism, the chromogranules of the different phenotypes have an altered development. The genes of the main series, in comparison to the normal *granulatum*, lower the number of chromogranules and change their width.

3) The polychromatism by degeneration of the pigmentary system includes some phenotypical series characterised by the degeneration of chromatophores and even of ocular pigmentary cells. The degenerative effects are often incomplete and limited to some areas. After the critical phasis, the undamaged chromatophores can compensate the depigmentation by proliferating.

4) We have completed the study of the structural polychromatism, i. e. the polychromatism based on the distribution of the chromatophores on the body. We distinguished some series and related them to genetical action on :

— the migration of the primordial chromatophores issued from the perineural zone,

— the multiplication of the chromatophores,

— the penetration of the chromatophores in the neighbouring tissues.

Our genetical analysis evidences at least some 43 genes responsible for the polychromatism. They are distributed in five linkage groups of which the first one includes mainly genes acting upon the nature of pigments and upon the structural polychromatism while the fourth includes only genes of the chromogranular polychromatism.

These results and the many laboratory strains still kept on as references will be used to complete a comparative analysis of the natural populations in the evolutive complex of *Jaera albifrons*. That superspecies, from a polygenotypic point of view, has experimental possibilities intermediate between those of *Sphaeroma* and *Drosophila*.

ZUSAMMENFASSUNG

Vorliegende Abhandlung bringt eine Gesamtdarstellung meiner kürzlich durchgeführten Untersuchungen über die Pigmentierung von *Jaera albifrons* Leach. In ihr werden die Ergebnisse der Polychromatismus-Analyse, des wichtigsten bekannten Merkmals der erblichen Variation bei dieser Uberart, zusammengestellt.

Das Pigmentsystem wird beim wilden *nigrum granulatum uniforme*-Phänotypus beschrieben. Die Chromatophoren, die keine umkehrbare Anpassungsfähigkeit aufweissen, enthalten schwarze Chromogranuli. Sämtliche Chromatophoren sind sich einander ähnlich und alle Chromogranuli haben dasselbe Aussehen. Die peripherischen Pigmentzellen der Ommatidien sind mit den Chromatophoren homolog, während dies für die tiefergelegenen Pigmentzellen nicht zutrifft. Der Hauptfarbstoff ist ein Ommochrom.

Die Chromatophoren stellen Zellstämme dar, die sich während der Embryogenese frühzeitig von den übrigen Geweben absondern. Das Pigmentsystem wird von einer kleinen Anzahl von primären Chromatophoren abgeleitet.

Der Polychromatismus lässt sich in vier Hauptklassen aufteilen, die jeweilig einem Niveau der Geneinwirkung auf die Chromatophoren entsprechen.

1. Der von der Beschaffenheit des Pigments abhängige Polychromatismus umfasst mehrere Phänotypus-Serien, von denen die einen auf eine Blockierung der Pigmentbildung unter oxydierenden, bzw. reduzierenden, Verhältnissen zurückzuführen sind, während die anderen auf eine sekundäre Abänderung des *nigrum*-Ommochroms im Laufe der post-embryonalen Entwicklung beruhen.

2. Dem chromogranularen Polychromatismus entsprechen Phänotypen, die sich durch eine abweichende Entwicklung der Chromogranuli kennzeichnen. Die Gene der Hauptserie bestimmen eine im Vergleich zum normalen *granulatum*-Typus

bedeutende Verminderung der Anzahl der Chromogranuli und eine Veränderung ihres Durchmessers.

3. Der durch Rückbildung des Pigmentsystems bedingte Polychromatismus umfasst mehrere Serien von Phänotypen, die sich durch eine Zerstörung der Chromatophoren sowie eventuell der Augenpigmentzellen auszeichnen. Die Auswirkungen der Rückbildung sind oft unvollständig und auf einzelne Körperabschnitte beschränkt. Nach dem kritischen Stadium können die unversehrt gebliebenen Chromatophoren der Entfärbung entgegenwirken, indem sie sich rasch vermehren.

4. Die Untersuchung des Strukturpolychromatismus, der auf der Verteilung der Chromatophoren beruht, wird ergänzt. Es werden mehrere Serien unterschieden. Ihre jeweilige Erklärung liegt in Geneinwirkungen auf :

— die Wanderung der Urchromatophoren, die der perineuralen Zone entstammen,

— die Vermehrung der Chromatophoren, und

— das Einwandern der Chromatophoren in die umliegenden Gewebe.

Die genetische Untersuchung des Polychromatismus erbrachte den Nachweis von 43 Genen, die sich auf fünf Verbindungsgruppen verteilen. Die erste Gruppe, der die grösste Anzahl der Gene angehört, enthält hauptsächlich Gene des auf der Beschaffenheit des Pigments beruhenden Polychromatismus und des Struktur-Polychromatismus. Zu der vierten Gruppe gehören die Gene des chromogranularen Polychromatismus.

Diese Ergebnisse sowie die zahlreichen Zuchtstämme, die als Vergleichsmaterial aufbewahrt werden, sollen zu weiteren vergleichenden Untersuchungen der natürlichen Populationen des Entwicklungskomplexes von *Jaera albifrons* führen. Polygenotypisch bietet diese Überart Versuchsmöglichkeiten, die etwa eine Mittelstellung zwischen denjenigen von *Sphaeroma* und *Drosophila* einnehmen.

SOMMAIRE

I. — Introduction.

II. — Le système pigmentaire des jaera albifrons.

III. — Les niveaux d'action génique et les classes de polychromatisme.
A. Polychromatisme de nature des pigments.
B. Polychromatisme chromogranulaire.
C. Polychromatisme de dégénérescence.
D. Polychromatisme structural.
E. Discussion.

IV. — Eléments génétiques du polychromatisme.
A. Synthèse des résultats génétiques.
B. Synergies géniques.
C. Signification évolutive.

V. — Conclusions et perspectives

Bibliographie.

I. — INTRODUCTION

La super-espèce *Jaera albifons* Leach = *Jaera marina* (Fabricius) est un groupe systématique de formes (Forsman, 1944, 1949) ayant atteint, pour la plupart, un niveau spécifique (Bocquet, 1953, 1954). Le choix de ce matériel est justifié par les problèmes de systématique évolutive et de spéciation (Mayr, 1963) qu'il permet d'aborder et par l'importance des connaissances recueillies à son sujet par Bocquet et ses collaborateurs (Bocquet, 1953, 1967; Bocquet et Prunus, 1963; Lécher, 1964, 1967; Prunus, 1968; Solignac, 1967, 1969; Staiger et Bocquet, 1956.)

Ce mémoire constitue la synthèse de mes récents travaux consacrés à l'analyse du polychromatisme des *Jaera albifrons* Leach (Cléret, 1968, 1969a, b, c, 1970). Mon but a été d'apporter des éléments pour une analyse génotypique comparée des différentes populations naturelles qui composent ce complexe évolutif. Presque tous les facteurs génétiques connus chez *Jaera albifrons* Leach se rapportent au polychromatisme (Bocquet, 1947, 1949, 1953), seuls quatre caractères non pigmentaires ayant été analysés (« supermâle », Prunus, 1966; « facteur polygynique » léthal, Cléret, 1966b; « préopercule absent », Bocquet et Lécher, 1968; « œil réduit » en cours d'étude, Cléret). Les gènes du polychromatisme sont des éléments importants pour l'appréciation des relations évolutives entre les populations naturelles ou entre les espèces de *Jaera albifrons*, comme ils l'ont été dans le genre *Sphaeroma* (Lejuez, 1966).

L'étude de ce polygénotypisme (Boesiger, 1967) nécessite une connaissance approfondie des correspondances entre phénotype et génotype. La loi des variations homologues (Vavilov, 1922) prend toute sa valeur lorsqu'elle est appliquée à des variations génotypiques et non pas seulement phénotypiques. Je me suis donc efforcé de traduire en données génétiques fondamentales les aspects phénotypiques qui, seuls, seront matériellement accessibles dans les populations naturelles. Dans ce but, mes recherches ont été volontairement limitées à des souches d'élevage issues d'un petit nombre de popula-

tions naturelles. Plusieurs dizaines de souches de référence ont été répertoriées (CLÉRET, 1968).

Les développements de l'analyse génétique, l'étude dynamique des phénotypes pigmentaires et leur interprétation m'ont conduit à rapprocher certaines questions de problèmes biologiques généraux. Beaucoup d'interprétations feront appel à des notions acquises dans d'autres groupes zoologiques. L'élargissement au problème particulier de la pigmentation des *Jaera albifrons*, de phénomènes connus chez les Insectes (notamment la Drosophile) ou chez les Vertébrés (notamment les Amphibiens, le Poulet et la Souris) a été rendu nécessaire par la variété des processus biochimiques, génétiques ou embryologiques rencontrés. Beaucoup se rattachent plus ou moins directement au problème biologique fondamental de la différenciation cellulaire, incomplètement résolu actuellement (SIGNORET, 1964).

Dans les deux premiers chapitres, le problème de la pigmentation des *Jaera albifrons* sera rapporté à l'ensemble des cinq espèces actuellement reconnues (PRUNUS, 1968), sans distinguer la part des résultats obtenus dans l'une ou l'autre de ces espèces. Ceux-ci ont été précisées dans les mémoires précédemment cités et la discussion sera allégée des questions de nomenclature (BOCQUET et PRUNUS, 1963). Le premier chapitre sera consacré à l'étude du système pigmentaire normal, correspondant au phénotype sauvage. Ensuite seront définies les grandes lignes du polychromatisme que j'ai distinguées suivant les niveaux d'intervention génique. Dans le chapitre suivant je rassemblerai les éléments génotypiques actuellement connus et étudierai leurs relations. Cet ensemble permettra d'interpréter l'équilibre pigmentaire des *Jaera albifrons* et de dégager les possibilités offertes dans la poursuite de leur analyse évolutive.

II. — LE SYSTÈME PIGMENTAIRE DES *JAERA ALBIFRONS* LEACH

La forme la plus fréquente du système pigmentaire, dans les populations naturelles de la super-espèce *J.a.*, est représentée par le phénotype *nigrum granulatum uniforme* (CLÉRET, 1969a). Celui-ci

porte des chromatophores noirs assez uniformément répartis dans l'hypoderme dorsal et des cellules pigmentaires oculaires.

A) Structure des chromatophores

Les chromatophores des *Jaera* sont des cellules ramifiées et contenant des granules pigmentaires ou chromogranules. Le terme chromatophore est utilisé dans une acception plus large que celle adoptée par les physiologistes dans l'étude de l'adaptation chromatique par mobilisation des chromogranules (Fingerman, 1965). Les *Jaera albifrons* sont en effet dépourvues de la faculté physiologique d'adapter immédiatement leur livrée pigmentaire aux variations d'éclairement du milieu. La répartition des chromogranules n'est pas susceptible de varier de façon instantanée et réversible. En dehors de ce caractère de stabilité physiologique, les cellules pigmentaires des *Jaera* sont de véritables chromatophores.

Dans le phénotype sauvage, tous les chromatophores ont la même structure. Ils sont très peu épais (quelques µm) mais leurs ramifications sont longues (jusqu'à 200 µm). Le cytoplasme contient de très nombreux chromogranules sphériques ou légèrement ovoïdes dont le diamètre est voisin de 1 µm. La plupart des chromogranules ont cette même dimension mais un petit nombre d'entre eux ont une taille variable plus petite. Ils sont, le plus souvent, juxtaposés dans le corps cellulaire et les ramifications principales, mais alignés en une seule file dans les ramifications distales les plus fines. Tous ont le même aspect et sont de couleur brun-noir.

L'ultrastructure des chromagranules, beaucoup étudiée chez les Vertébrés (Barnicot et Birbeck, 1958; Birbeck, 1963; Brumbaugh, 1968; Moyer, 1961, 1966, etc.), connue chez certains Insectes (Tsujita et Sakurai, 1966a, c), n'a pas été abordée chez les Crustacés. La charge en pigment gêne les observations et les meilleurs résultats ont souvent été obtenus en étudiant les chromogranules de phénotypes dépigmentés. Les nombreuses souches de *Jaera albifrons* que j'ai analysées et conservées en élevage pourront servir à de telles recherches.

L'homogénéité de tous les chromatophores d'un même individu

et de tous les chromogranules d'un même chromatophore est conservée dans la plupart des phénotypes. Ceci, ajouté à la stabilité physiologique du système pigmentaire et à la vitesse de reproduction relativement grande des *Jaera* parmi les Isopodes, rend ce groupe d'espèces particulièrement favorable à l'étude entreprise.

B) Structure des ommatidies

Les cellules pigmentaires oculaires sont de deux types. A la périphérie de l'œil, entre les cellules cristalliniennes, les cellules pigmentaires distales contiennent des chromogranules semblables à ceux des chromatophores. Ces cellules, en contact avec les cellules cornéennes épidermiques, ont une position hypodermique homologue de celle des chromatophores, mais elles n'ont pas leur forme ramifiée.

Les cellules pigmentaires profondes des ommatidies, les unes groupées en cône autour du cristallin, les autres en contact avec les fibres du nerf optique, ont des chromogranules intensément pigmentés de noir, mais très sensiblement plus petits que les chromogranules des chromatophores. Comme pour les chromatophores, la structure des chromogranules des ommatidies pourra être plus aisément étudiée dans les phénotypes plus ou moins dépigmentés. L'étude parallèle des chromogranules oculaires de plusieurs mutants a permis une meilleure compréhension des structures homologues du phénotype sauvage chez les Insectes (*Drosophila*, NOLTE, 1961; *Ephestia*, MAIER, 1965, LANGER, 1967).

C) Nature des pigments

Les chromatophores et les ommatidies des *Jaera albifrons* contiennent des ommochromes. Ce groupe de pigments, découvert par BECKER (1941) dans les ommatidies d'Insectes, a été trouvé dans de nombreux autres groupes zoologiques et notamment chez les Isopodes (NEEDHAM et BRUNET, 1957). La biochimie des ommochromes a fait, depuis, l'objet de nombreux travaux et leur structure a été précisée (BUTENANDT, 1957; BUTENAND et coll. 1960, 1967; FORREST, 1959;

Linzen, 1967). Ils participent à la chaîne métabolique du tryptophane (Baglioni, 1959, 1960; Debabrata et Forrest, 1967; Horikawa, 1958; Linzen et Ishiguro, 1966; Ziegler, 1961).

Comme pour la mélanine des mélanophores de Vertébrés (Silvers, 1959), l'ommochrome des *Jaera albifrons* est électivement fixé sur les chromogranules et difficilement extrait de ceux-ci. Les ommatines, associées aux protéines des chromogranules, forment des ommines très stables et ne diffusent pas en dehors des chromatophores.

D) Croissance des chromatophores

Chez les adultes sauvages (*uniforme*), la répartition du système pigmentaire ne permet plus de distinguer les chromatophores les uns des autres. Leurs ramifications sont intriquées et garnissent tout l'hypoderme dorsal, à l'exception de régions anatomiques particulières telles que les insertions musculaires ou la zone glandulaire médiane du cinquième segment thoracique libre.

Cette répartition uniforme résulte de la croissance et de la multiplication d'un petit nombre de chromatophores primaires apparus au septième jour de l'embryogenèse, qui dure au total douze à treize jours. Ces chromatophores primaires sont bien isolés, peu ramifiés; leurs chromogranules sont rouges. Au moins dans la région thoracique, les chromatophores primaires sont au nombre de deux par segment. Ils se divisent deux ou trois fois pendant la fin de la vie embryonnaire. A la sortie du marsupium maternel, les néonates portent quatre à huit chromatophores par segment thoracique normalement pigmenté.

Au cours du développement post-embryonnaire, le système pigmentaire s'étend à partir de ces seuls chromatophores primaires qui se ramifient et prennent la teinte noire définitive. Le système de chromatophores constitue un tissu de cellules différenciées appartenant à des lignées autonomes et séparées précocement au cours de l'embryogenèse. Ces cellules conservent indéfiniment, dans le phénotype sauvage, leurs facultés de croissance et de multiplication.

La croissance des chromatophores peut être observée, dans les stades jeunes, au niveau de l'hypoderme dorsal où les cellules pigmentaires sont étalées dans un plan. Sans division apparente du

chromatophore lui-même, le nombre des chromogranules peut doubler entre deux phases équivalentes et successives d'intermue. Cette croissance entraîne des remaniements progressifs de la masse des chromatophores et notamment de leurs ramifications. L'évolution est irréversible et ne correspond en aucun cas à une adaptation physiologique.

La multiplication des chromatophores peut être suivie dans les premiers stades du développement, mais devient ensuite confuse avec l'intrication des ramifications. Elle semble persister chez l'adulte mais ne peut être observée que dans certaines conditions favorables. Dans le cas où le système pigmentaire s'étend jusque dans les péréiopodes, les chromatophores s'y divisent, mais il semble exister un certain délai entre la division nucléaire et la séparation des cytoplasmes. Après division, le chromatophore proximal se ramifie tandis que le chromatophore distal reste plus épais et assure l'expansion. Même dans le cas de régénération d'appendice, les chromatophores du régénérat sont issus d'autres chromatophores et non pas de cellules blastogénétiques banales.

III. — LES NIVEAUX D'ACTION GÉNÉTIQUE ET LES CLASSES DE POLYCHROMATISME

Dans la première phase d'analyse, Bocquet (1953) distinguait trois grandes catégories de polychromatisme chez *Jaera albifrons* :

— polychromatisme de nature du pigment, basé sur la couleur des chromatophores;

— polychromatisme structural caractérisé par la variation de la répartition des chromatophores;

— polychromatisme d'intensité de la pigmentation.

La poursuite des recherches m'a conduit à modifier ce premier schéma pour tenir compte de nouveaux phénotypes et de nombreuses comparaisons phénotypiques et génétiques :

— la définition du polychromatisme de nature du pigment est précisée et restreinte;

— deux nouvelles classes de polychromatisme sont introduites;

l'une porte sur le développement des chromogranules et l'autre sur la dégénérescence des chromatophores;

— l'étude du polychromatisme structural est complétée;

— le polychromatisme d'intensité de la pigmentation n'a pas été repris, mais discuté après un rappel des principaux résultats et des conclusions de mes recherches sur les quatre groupes précédents.

A) Le polychromatisme lié à la nature du pigment (Cléret, 1968)

Les phénotypes appartenant à cette classe de polychromatisme se reconnaissent par la couleur des chromatophores et des yeux. Les chromatophores ont une structure apparemment normale mais, dans les phénotypes autres que *nigrum*, leurs chromogranules sont roses, rouges, bruns, orange ou violets et non noirs.

Les variations de couleur des chromogranules ont été mises en relation avec les propriétés d'oxydo-réduction caractéristiques des ommochromes. L'action d'agents réducteurs ou oxydants produit des « phénocopies » chimiques. Les propriétés réductrices des ommochromes ont même permis de révéler les chromatophores du phénotype *roseum 1* dont les chromogranules sont trop faiblement pigmentés pour être directement observés. Quelques analyses spectrophotométriques de pigments, extraits de divers phénotypes par le méthanol chlorhydrique, ont confirmé les analogies ou les différences de nature du pigment.

L'analyse génétique des phénotypes et leur confrontation expérimentale ont mis en évidence une vingtaine de gènes appartenant à au moins huit *loci* et contrôlant la nature de l'ommochrome.

Les observations et expérimentations d'ordre physico-chimique, ontogénique et génétique s'accordent et permettent de reconnaître trois groupes de phénotypes répartis en six séries.

A.1. *Le groupe rose.*

Le groupe rose comprend une seule série de quatre phénotypes

présentant des affinités physico-chimiques (pigment réducteur), ontogéniques (les chromogranules sont incolores à la naissance et passent ultérieurement par une gamme de couleurs roses et mauves très voisines) et génétiques (les gènes responsables sont tous récessifs, liés entre eux et occupent probablement le même *locus*).

Dans l'ordre de dominance croissante, ont été mis en évidence les gènes *ro, ma* et $+^{ma}$, ce dernier étant un facteur conditionnel de la réalisation du phénotype *nigrum*. Les trois phénotypes *roseum* correspondent soit à trois mutations homologues dans trois contextes génétiques différents, soit à trois allèles. Le phénotype *malvaceum* correspond aux génotypes *ro ma* ou *ma ma*.

A.2. *Le groupe « cis-noir » oxydé ou neutre.*

La série rouge.

La série rouge comprend quatre phénotypes caractérisés par un pigment oxydé analogue au pigment présent dans le phénotype sauvage à la fin de l'embryogenèse. Les chromatophores conservent toujours une teinte rouge ou rouge-brun, sauf dans le phénotype *mixtum* hétérochrome que j'ai interprété provisoirement par une instabilité du gène mi^2 conduisant à des individus mosaïques. Les quatre phénotypes sont déterminés par des gènes récessifs liés et probablement allèles (ru^1, ru^2, mi^2, mi^1, $+^{mi}$ dans l'ordre de dominance croissante). Le gène $+^{mi}$ est un facteur conditionnel d'expression du phénotype *nigrum*.

Le phénotype *rubrum 2* a été découvert dans une souche *J.a.* de Longues-sur-mer et analysé depuis la parution de la note citée. Il diffère du phénotype *rubrum* original uniquement par la couleur brune des yeux à partir du stade II (couleur intermédiaire entre *rubrum* et *mixtum*). Les croisements entre *rubrum* typique et *rubrum 2* ont produit exclusivement des *rubrum 2* et les croisements entre *mixtum* et *rubrum 2* ont produit exclusivement des *mixtum*.

La série brune.

Les phénotypes *castaneum* et *geranium* ont des pigments neutres ou faiblement oxydés qui, au cours du développement, restent en

deçà de la phase ultime de pigmentogenèse normale. Ils sont sensibles aux facteurs génétiques produisant une réduction du pigment (*purpureum*). Les gènes *ca* et *ge* ne sont pas liés, mais le gène $+^{ca}$ qui conditionne la réalisation du phénotype *nigrum* est également suppresseur du gène *ge*.

La série bistre.

Le phénotype *fuscum* figure seul dans cette série. Il est insensible à la fois aux facteurs génétiques réducteurs (*purpureum*) et oxydants (*aurantiacum*). Le gène $+^{fu}$ est un facteur conditionnel de la réalisation du phénotype *nigrum*.

A.3. *Le groupe « trans-noir ».*

Le groupe trans-noir rassemble les phénotypes dérivés du phénotype sauvage par une oxydation ou une réduction complémentaires et post-embryonnaires du pigment *nigrum*. Ils sont déterminés chacun par un gène dominant.

La série brun-orangé est contrôlée par trois gènes qui sont probablement des allèles ($+^{S}$, *S*, et *A* dans l'ordre de dominance croissante) et provoquent une oxydation plus ou moins forte de l'ommochrome.

La série violette est formée par les deux phénotypes *violaceum* et *purpureum* déterminés par deux gènes indépendants *V* et *P* qui provoquent chacun une réduction de l'ommochrome.

Les interventions simultanées de deux gènes appartenant l'un à la série oxydée l'autre à la série réduite, conduisent à un bilan d'oxydo-réduction intermédiaire. Les gènes *S*, *V*, *A* et *P*. sont ainsi rangés dans un ordre d'épistasie croissante. Il est possible que le gène *S* représente la combinaison des gènes *V* et *A* dans certains contextes génétiques.

A.4. *Conclusions.*

Les différents critères physico-chimiques, ontogéniques et génétiques m'ont conduit à définir plusieurs séries phénotypiques dans

le polychromatisme lié à la nature du pigment. Elles permettent d'établir un premier schéma des interventions géniques successives dans la pigmentogenèse de l'ommochrome fondamental (*nigrum*) et dans sa transformation ultérieure éventuelle (Fig. 1).

Quatre chaînes de réactions biochimiques, au moins, doivent concourir à la pigmentogenèse normale. Chacune est dénoncée par un ou plusieurs gènes récessifs qui en déterminent le blocage. Il est probable, suivant le concept classique de la relation univoque gène-enzyme (Beadle et Tatum, 1941; Horowitz, 1956, ...), que chaque génotype homozygote récessif correspond à l'absence d'une enzyme réglant une des réactions de la chaîne. Au contraire les gènes dominants pourraient déterminer l'existence d'autres enzymes transformant l'ommochrome fondamental.

De nouvelles recherches seront nécessaires pour résoudre les problèmes posés par l'analyse génétique. Elles permettraient, par exemple, de préciser si les gènes mis en évidence agissent biochimiquement sur la structure du pigment ou contrôlent seulement sa synthèse, à certaines époques du développement.

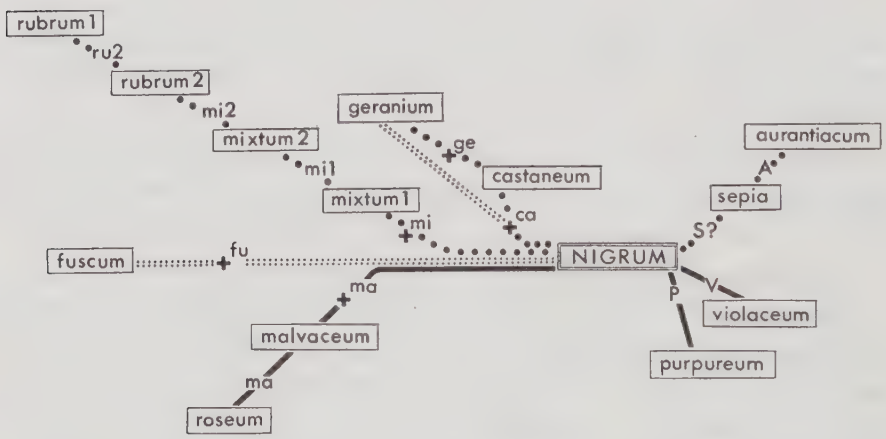

Figure 1

Schéma situant l'intervention des gènes dans la pigmentogenèse normale (partie gauche) ou dans la transformation de l'ommochrome *nigrum* au cours du développement post-embryonnaire.

Les groupes phénotypiques à pigment réduit sont reliés par un trait plein; les voies oxydées sont en gros pointillé; les voies apparemment neutres sont en double pointillé fin.

B) Le polychromatisme chromogranulaire
(Cléret, 1969a)

Cette nouvelle classe de polychromatisme a été définie pour un ensemble de phénotypes rares, caractérisés et reconnus dans les souches d'élevage par la pâleur extrême de leur système pigmentaire. Certains d'entre eux n'ont pu être distingués les uns des autres que par expérimentation génétique. De même, les confrontations génétiques ont permis de rapprocher des précédents, deux phénotypes qui s'en écartaient, soit par dépigmentation totale(*album*), soit par similitudes avec les phénotypes de nature du pigment (*pseudopurpureum*).

En plus de leur décoloration générale, les phénotypes chromogranulaires se ressemblent par leur réaction pigmentaire oculaire. Les cellules pigmentaires périphériques des ommatidies réagissent comme les chromatophores tandis que les cellules profondes sont, en général, plus sombres que les chromatophores. Pour leur pigmentation, les yeux des phénotypes chromogranulaires ont un diamètre apparent nettement plus petit que celui des yeux du phénotype sauvage, *granulatum*. Ils soulignent ainsi la différence morphologique qui existe, chez les *granulatum*, entre les chromogranules des cellules oculaires périphériques et ceux des cellules oculaires profondes.

La décoloration des chromatophores est mise en relation avec les variations du diamètre et du nombre des chromogranules. Ces caractères devront être précisés ultérieurement à un niveau ultra-structural. Cependant, les observations microscopiques, conjuguées à l'analyse génétique, ont permis de distinguer trois séries principales de polychromatisme chromogranulaire. Elles rendent compte de l'intervention de 13 gènes appartenant à au moins cinq *loci*.

B.1. *La série chromogranulaire numérique.*

Cette série comprend six phénotypes. Les phénotypes *album*, *decoloratum*, *pararoseum* et *rubrodecoloratum*, qui en constituent la base, sont caractérisés par une forte diminution du nombre des chromogranules dans les chromatophores (1/100 à 1/1 000 du nombre

normal). Les phénotypes *pseudopurpureum* et *irregulare* ont été rangés dans cette série en raison de leurs affinités génétiques (respectivement avec *rubrodecoloratum* et *decoloratum*).

Le diamètre maximum des chromogranules est, le plus souvent, nettement supérieur à son équivalent dans le phénotype sauvage *granulatum*, ou peu différent de ce dernier.

Trois groupes d'allèles probables interviennent dans la série chromogranulaire numérique :

— Les gènes *al*, *rd*, *pp* et $+^{pp}$, cités dans l'ordre de dominance croissante, appartiennent au même *locus*. Le gène $+^{pp}$ est un facteur conditionnel de la réalisation du phénotype *granulatum*.

— Les gènes *pr* et $+^{pr}$ occupent un autre *locus*.

— Les gènes *ir*, *de* et $+^{de}$ sont liés aux précédents mais occupent vraisemblablement un autre *locus*. Le gène $+^{de}$ est un facteur conditionnel de la réalisation du phénotype *granulatum*. Les rapports entre les deux allèles *irregulare* et *decoloratum* sont précisés par une série expérimentale effectuée depuis la parution de la note citée. Alors que la dominance de *de* sur *ir* était complète dans les premiers croisements, elle est imparfaite dans la deuxième série. En effet les hétérozygotes résultant de croisements entre ♀ *decoloratum* et ♂ *irregulare* présentaient pour la plupart le phénotype *decoloratum* typique; mais certains d'entre eux portaient la marque du gène *irregulare*, décelée par une très légère asymétrie de la pigmentation oculaire. Ces nouveaux résultats renforcent les affinités entre les deux gènes et montrent en outre la possibilité d'intervention de gènes modificateurs de l'expression des gènes *decoloratum* et *irregulare*. Leur interprétation pourrait être rapprochée du caractère hétérogène de l'expression du gène *irregulare* à l'état homozygote dans la souche originale où les chromatophores d'un même individu sont répartis irrégulièrement en deux types.

La synergie de certains gènes récessifs, pris deux à deux, chacun dans un groupe d'allèles différents de la série chromogranulaire numérique, peut être interprétée par une complémentarité des trois *loci* distingués (Serra, 1962, 1965). Les trois facteurs conditionnels de la réalisation du phénotype *granulatum*, appartenant à des *loci* très voisins, pourraient alors constituer ensemble un supergène (Ford, 1964).

B.2. *Le phénotype* igneum.

Le phénotype *igneum* est caractérisé par une réduction du diamètre des chromogranules sans diminution sensible de leur nombre. Il ne présente pas d'affinité génétique avec les autres phénotypes chromogranulaires, mais le gène *igneum* est lié au gène *fuscum*, classé dans le polychromatisme de nature du pigment.

B.3. *Le phénotype* pseudoimmaculatum.

La réduction la plus accusée du diamètre des chromogranules est réalisée dans le phénotype *pseudoimmaculatum*. Le nombre de chromogranules est peu différent de la normale. Le gène *pi* est indépendant de tous les autres gènes du polychromatisme auxquels il a pu être confronté.

B.4. *Conclusions.*

L'étude des phénotypes rapportés à des variations dans la structure et le développement des chromogranules devra être poursuivie, notamment pour préciser les modifications génétiques du support protéique des ommochromes. Les résultats obtenus permettent de dégager un premier schéma des interventions possibles à ce niveau (Fig. 2).

La série principale du polychromatisme chromogranulaire tend à montrer l'interdépendance des facteurs de multiplication et de croissance des chromogranules. Ces deux critères m'ont paru essentiels dans le premier temps de l'analyse, mais devront être précisés par d'autres recherches.

Les résultats génétiques impliquent au moins trois voies convergentes dans l'élaboration des chromogranules du phénotype sauvage *granulatum*.

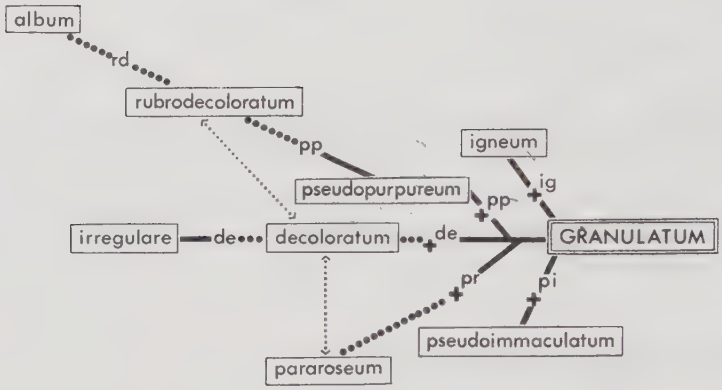

FIGURE 2

Schéma des interventions géniques dans le développement des chromogranules chez le phénotype sauvage *granulatum*.

La réduction du nombre des chromogranules est marquée par un pointillé épais; les effets limités à la dimension des chromogranules sont en trait plein. Les lignes en pointillé fin rappellent la forte réduction de l'intensité pigmentaire chez certains doubles hétérozygotes.

C) Le polychromatisme de dégénérescence du système pigmentaire

(CLÉRET, 1969b, c)

La dégénérescence du système pigmentaire a été étudiée sur un choix de dix phénotypes. Cette nouvelle classe de polychromatisme a été définie à partir de quelques phénotypes dont les chromatophores subissent une régression au cours du développement post-embryonnaire. D'autres phénotypes présentant des anomalies de pigmentation ont pu recevoir la même interprétation et être inclus dans ce type de polychromatisme.

Ce type de régression pigmentaire est peu connu dans les autres groupes zoologiques. Il existe chez d'autres Isopodes (BOCQUET, 1960) et chez les Tanaidacés (CLÉRET, 1966a). Cependant, chez la Drosophile par exemple, de nombreuses mutations se rapportent à des phénomènes de dégénérescence cellulaire dans des tissus non pigmentaires (FRISTOM, 1969). Le nouveau type de polychromatisme des *Jaera albifrons* n'est en ce sens qu'un cas particulier du problème général de l'équilibre cellulaire ou tissulaire.

La dégénérescence des chromatophores correspond à une destruction progressive de leurs ramifications; elle peut conduire à la lyse complète de tout le chromatophore. Les chromogranules sont rassemblés en amas globuleux et ingérés plus ou moins rapidement par les haemocytes. Pour chaque phénotype, le rythme de dépigmentation varie au cours du développement. Après la disparition de certains chromatophores, dans le cas de dégénérescence partielle du système pigmentaire, d'autres chromatophores se stabilisent et recouvrent une forme normale. Dans plusieurs phénotypes même, les chromatophores sains reprennent leur prolifération et contribuent à compenser la dépigmentation en envahissant les territoires dépourvus de chromatophores. Les trois phases ainsi repérées (dégénérescence, stabilisation et compensation) se situent à des étapes du développement différentes suivant les phénotypes. Chez certains, la première phase conduit à une dépigmentation totale qui empêche toute régénération ultérieure.

Le plus souvent, le degré de dégénérescence des chromatophores dépend de leur position anatomique. Plusieurs phénotypes présentent un gradient longitudinal de sensibilité aux effets de dégénérescence. Ce gradient peut s'exprimer dans chaque individu (phases successives des *infrafuscum*) ou statistiquement dans l'ensemble des représentants d'un même phénotype (étude quantitative des phénotypes *anormale* et *disparatum*). La comparaison des répartitions des effets de dégénérescence dans les différents phénotypes a permis de distinguer quatre zones principales de réaction :

— la zone oculaire et périoculaire,
— la région céphalique,
— la région thoracique antérieure,
— la moitié postérieure du corps.

Tous les phénotypes étudiés ont un déterminisme génétique. Cependant, l'analyse et les confrontations génétiques ont été compliquées par les variations individuelles portant, soit sur la durée des différentes phases de dégénérescence, soit sur la répartition des effets ou sur leur acuité. Plusieurs phénotypes ont un déterminisme monogénique simple, mais d'autres relèvent de principes quantitatifs. Par simplification, ces derniers ont été interprétés suivant les notions de pénétrance et d'expressivité (Timoféeff-Ressovsky, 1927; Sang, 1963).

La succession des phases d'activité génique et leur aspect surtout

quantitatif dans un contexte de compatibilités onto-physiologiques entre les chromatophores et les tissus environnants, font penser que les différents gènes interviennent dans l'équilibre physiologique du système pigmentaire. Sur ce critère, les phénotypes de dégénérescence se répartissent en trois séries principales.

C.1. *La série de dégénérescence régionale.*

La dégénérescence grumellaire des cellules pigmentaires est directement observable au cours du développement post-embryonnaire. Elle affecte toujours, au moins partiellement, les cellules oculaires périphériques. Le système pigmentaire réagit, soit uniformément sur tout le corps, soit dans une ou plusieurs des quatre zones délimitées ci-dessus (dans ce dernier cas suivant un gradient antéro-postérieur croissant ou décroissant).

Dans le phénotype *infraoculatum*, seules dégénèrent les cellules pigmentaires oculaires périphériques et les ramifications des chromatophores de la proche région périoculaire.

Dans les trois phénotypes *infranigrum*, le système pigmentaire tout entier dégénère (*infranigrum 2*) ou bien les effets sont plus prononcés dans la région postérieure du corps (*infranigrum 1*) ou encore la dégénérescence est totale dans la moitié antérieure du corps et statistiquement incomplète dans la moitié postérieure (*infranigrum 3*).

Le phénotype *infrafuscum*, dans lequel la dégénérescence décroît de l'arrière vers l'avant, est le seul de la série qui présente des phénomènes de compensation.

Cinq gènes autosomiques récessifs interviennent. Ils appartiennent à au moins quatre *loci*, les gènes in^2 et *if* étant liés.

C.2. *La série autonome post-embryonnaire.*

Les phénotypes *disparatum 1* et *disparatum 2* ont en commun une répartition aléatoire et mosaïque des chromatophores dégénérés et des chromatophores résistants. La dégénérescence grumellaire survient au cours du développement post-embryonnaire et les cellules

pigmentaires oculaires ne sont pas atteintes. La dépigmentation, le plus souvent partielle, peut être suivie d'une compensation.

Les phénotypes *disparatum* sont déterminés par des gènes indépendants, à pénétrance et expressivité incomplètes.

C.3. *La série autonome embryonnaire.*

Les phénotypes *anormale, immaculatum* et *unifasciatum* forment une série rattachée au polychromatisme de dégénérescence par affinités phénotypiques. Je l'ai interprétée par une dégénérescence très précoce des chromatophores primordiaux. Celle-ci doit se produire sur des chromatophores embryonnaires incomplètement différenciés. Elle n'a pas été observée et une autre hypothèse de non-différenciation de ces cellules embryonnaires reste valable. Mais les deux hypothèses ne diffèrent pas fondamentalement.

Les cellules pigmentaires oculaires ne sont pas affectées.

C.4. *Conclusions.*

L'équilibre onto-physiologique du système pigmentaire est donc soumis à des perturbations génétiquement déterminées. Les réactions régionale ou autonome des chromatophores devront être confirmées et précisées par d'autres techniques, telles que la culture organotypique. Les résultats apportés par cette première étude conduisent à l'hypothèse de régulation du système pigmentaire sous l'influence d'une part de centres organisateurs oculaire, céphalique ou autre, d'une part de caractères autonomes des chromatophores.

Les gènes mis en évidence interviendraient dans l'équilibre général en agissant successivement au cours du développement à l'un ou l'autre niveau. Un premier schéma a été dégagé de ces interprétations (Fig. 3).

La compensation secondaire des effets de dégénérescence met en évidence l'auto-régulation du système pigmentaire et l'équi-potentialité des chromatophores, quel que soit leur site anatomique primaire.

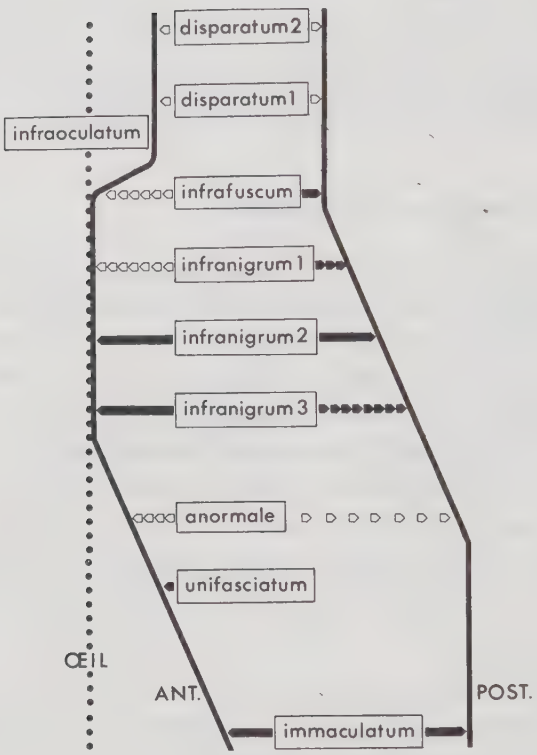

FIGURE 3

Schéma des interventions successives des gènes de dégénérescence au cours du dévelopement, sur l'œil, sur le système pigmentaire de la région antérieure du corps et sur le système pigmentaire de la moitié postérieure.

Flèche continue : même effet chez tous les individus. Flèche morcelée : effet plus ou moins accusé selon les individus. Flèche noire : tous les chromatophores ont la même réaction. Flèche blanche : les chromatophores ne dégénèrent pas tous.

D) Le polymorphisme structural

(BOCQUET, 1953; CLÉRET, 1970)

Le polychromatisme structural (BOCQUET, 1953) réunit les phénotypes caractérisés essentiellement par la répartitions des chromatophores dans l'hypoderme dorsal. Deux des quatre nouveaux phénotypes que j'ai décrits constituent une nouvelle série. Les critères de définition du polychromatisme structural sont maintenant étendus à la présence de chromatophores dans des régions plus profondes que le

système dorsal. Ce nouveau caractère, l'étude comparée du développement de la pigmentation dans les différents phénotypes et de nombreuses confrontations génétiques ont permis de donner de nouvelles interprétations du polychromatisme structural.

Quatre principaux niveaux d'action génique ont été mis en évidence; ils correspondent à quatre phases successives du développement du système pigmentaire.

Les chromatophores primordiaux, dont l'origine doit être recherchée au voisinage du tube neural comme chez les Vertébrés (Dushane, 1935; Rawles, 1947, 1948; Wilde, 1961; Foster, 1965; Chibon, 1966), migrent vers la région dorsale sans beaucoup se multiplier au cours de la première phase. Cette migration détermine normalement la répartition primaire du système pigmentaire en quatre groupes de chromatophores : groupe céphalique, groupe thoracique antérieur (2e et 3e segments thoraciques libres essentiellement), groupe thoracique postérieur (6e et 7e segments thoraciques libres) et groupe abdominal (pléotelson). La sensibilité différentielle des segments aux facteurs pigmentaires est plus floue que ne le laissaient prévoir les premières analyses (Bocquet, 1957). La localisation des effets pigmentaires est moins précise chez *Jaera* que chez les Copépodes (Bocquet, 1951).

La deuxième phase est une multiplication des chromatophores parvenus dans l'hypoderme dorsal à la fin de l'embryogenèse.

Au début de la vie post-embryonnaire, le système pigmentaire entre dans une phase d'extension par pénétration des chromatophores dans les tissus environnants. La pénétration est subordonnée aux facultés de prolifération des chromatophores et entravée par divers obstacles tissulaires ou anatomiques.

Enfin, au cours du développement post-embryonnaire, une quatrième phase d'expansion du système pigmentaire peut intervenir par accélération, probablement simultanée, de la multiplication et de la pénétration des chromatophores.

Le phénotype sauvage, *uniforme*, résulte de l'activité d'au moins 11 gènes intervenant dans l'une ou l'autre phases du développement. Les combinaisons phénotypiques obtenues à partir des 11 couples d'allèles, à dominance souvent partielle, sont multiples et quelquefois difficilement distinctes. Elles n'ont pas pu être toutes observées car la plupart des gènes du polychromatisme structural sont liés.

D.1. *Le groupe de migration primaire.*

La série de blocage migratoire.

Les phénotypes *punctatum* et *maculatum* sont caractérisés par la persistance de chromatophores résiduels dans des sites anatomiques profonds, soit au voisinage de la chaîne nerveuse ventrale, soit au niveau des lames conjonctives internes. Corrélativement, au moins chez la néonate, une partie des territoires hypodermiques dorsaux est dépourvue de chromatophores.

Les gènes *pu* et *mc* sont indépendants. Le gène *pu*, ayant une pénétrance et une expressivité incomplètes, ne masque pas les autres phénotypes structuraux. Le gène $+^{mc}$ est un facteur conditionnel de l'expression des autres gènes du polychromatisme structural.

La série d'orientation migratoire.

Les phénotypes *bifasciatum* et *pseudobifasciatum*, déterminés par des allèles dominants, sont caractérisés par une modification embryonnaire de la répartition primaire du système pigmentaire. Les quatre groupes de chromatophores primaires sont réduits à deux ou trois. Les groupes céphalique et thoracique antérieur sont réunis; le groupe abdominal peut être réuni au groupe thoracique postérieur.

J'interprète ces deux phénotypes par une perturbation dans l'orientation de la migration primaire. Il reste à préciser si cette orientation correspond ou non à l'absence de certains chromatophores primordiaux.

D.2. *Le groupe de multiplication retardée.*

Les phénotypes *album-utrinque-lineatum* et *trifasciatum* sont caractérisés par une nette diminution du nombre de chromatophores primaires. Dans le premier phénotype, la multiplication des chromatophores est seulement retardée. Dans le second, elle est pratiquement bloquée dès la fin du développement embryonnaire.

La répartition primaire des chromatophores persiste longtemps ou est définitive. La migration primaire est normale, mais la pénétration secondaire des chromatophores est fortement ralentie ou nulle.

Les gènes *aul* et *T* sont liés mais occupent probablement des *loci* différents.

D.3. *Le groupe de pénétration secondaire.*

Les phénotypes *album-medio-lineatum, reticulatum, intricatum* et *subdecoloratum* sont interprétés par des modifications de la pénétration des chromatophores. L'hétérogénéité de ce groupe tient probablement aux interactions entre plusieurs systèmes géniques et au décalage de leur activité au cours du développement. Suivant que la pénétration est modifiée dès la fin du développement embryonnaire (*album-medio-lineatum, reticulatum*) ou seulement chez le jeune (*intricatum*), la répartition des chromatophores s'oriente primitivement soit vers une disposition bilatérale, soit vers la répartition primaire fondamentale. La complexité de ce type de polychromatisme structural est illustrée par l'interprétation du phénotype *polyfasciatum* récemment décrit (Jaźdźewski, 1969) et dont le développement et l'analyse génétique sont inconnus. Ce phénotype présente à l'état adulte, au moins chez la femelle, des similitudes certaines avec *album-medio-lineatum* et *reticulatum* (ligne médiane peu pigmentée, rejet des chromatophores vers la zone postérieure de chaque segment thoracique), et appartient probablement à ce groupe.

Les gènes $+^{aml}$, $+^{it}$, $+^{sd}$, sont des facteurs conditionnels de la réalisation du phénotype *uniforme*. Le gène $+^{re}$ est un facteur conditionnel de la réalisation du phénotype *intricatum*.

D.4. *Le groupe d'expansion tardive.*

Les phénotypes *expansum, bifasciatum*-modifié et, dans une certaine mesure, *ultranigrum*, ont en commun leur manifestation tardive au cours du développement post-embryonnaire. Ils sont caractérisés par une expansion du système pigmentaire à tout l'hypoderme dorsal, marquant secondairement les autres phénotypes structuraux.

Les gènes *E* et *M* sont dominants et indépendants.

D.5. *Conclusions.*

Les interprétations des différents groupes de polychromatisme structural sont basées sur l'expression phénotypique principale des gènes analysés. Elles permettent d'établir un schéma des différentes interventions géniques dans la répartition du système pigmentaire (Fig. 4).

Les anomalies génétiques de migration des chromatophores trouvées chez *Jaera albifrons* rappellent certaines mutations rencontrées chez les Vertébrés (Axolotl « blanc », DALTON, 1949, 1950a, b).

Les trois types d'action génique (migration, multiplication et pénétration des chromatophores) ne sont pas complètement indépendants. Les gènes agissant sur l'un des trois processus peuvent influencer secondairement les deux autres. Nous retrouvons un problème posé et partiellement résolu chez les Amphibiens, à propos des relations entre la multiplication et la pénétration des chromatophores (TWITTY, 1953) ou entre la différenciation, la prolifération et la migration des chromatophores (SCHAIBLE, 1968).

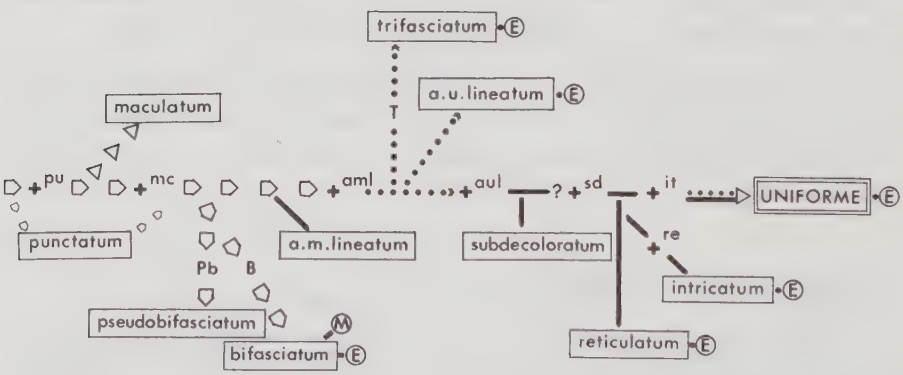

FIGURE 4

Schéma regroupant les interventions des gènes du polychromatisme structural.

La partie gauche correspond à la régulation de la migration primaire des chromatophores. Les voies de modulation de la prolifération des chromatophores sont en pointillé. Les effets sur la pénétration des chromatophores sont en trait plein. Le gène *E* (*expansum*) est porté en regard de tous les phénotypes qu'il modifie.

E) Discussion

La classification du polychromatisme des *Jaera albifrons* Leach a été basée sur les niveaux d'action génique repérables à l'observation directe. Chacune des grandes classes de polychromatisme a été définie pour un groupe de phénotypes dont les caractères sont évidents et homogènes. D'autres phénotypes ont été rapprochés des précédents après interprétation de leurs affinités ontogéniques, physico-chimiques ou génétiques avec ces phénotypes caractéristiques. Le classement que j'ai proposé doit être discuté.

Polychromatisme de nature du pigment et polychromatisme chromogranulaire.

Les différences entre ces deux types de polychromatisme sont évidentes sur tous les critères retenus, si l'on compare les séries rose, rouge et trans-noire, d'une part, à la série granulaire numérique, d'autre part. Il devient plus difficile de trancher dans la comparaison entre le groupe brun d'une part et le phénotype *igneum* d'autre part. En toute rigueur, il est possible que d'autres techniques d'étude amènent à modifier leur classement.

La forte diminution de la quantité du pigment fixé dans les phénotypes chromogranulaires ne m'a pas permis, dans la première phase d'analyse, de comparer ses propriétés chimiques à celles des ommochromes de l'autre classe polychromatique. Les analyses préliminaires que j'ai effectuées, ne portaient d'ailleurs que sur les ommochromes et l'on sait que ceux-ci sont souvent associés à des ptérines chez les Insectes (Kühn, 1956; Hadorn, 1958; Ziegler, 1961). Il faudra rechercher ces derniers pigments dans les différents phénotypes des *Jaera albifrons*.

La distinction entre polychromatisme de nature des ommochromes et polychromatisme chromogranulaire devient également ambigüe dans le cas où la structure des chromogranules paraît très peu modifiée au niveau grossier où je l'ai détectée. Une modification ultrastructurale du support protéique des ommochromes pourrait altérer leur fixation. Il faudra poursuivre l'analyse de ces deux classes de polychromatisme

par des techniques de microscopie électronique. De telles recherches ont montré, soit chez les Vertébrés (Birbeck, 1963; Brumbaugh, 1968), soit chez les Insectes (Langer, 1967), que des pigments de composition différente caractéristiques de génotypes différents peuvent être fixés sur des matrices semblables ou différentes.

La définition proposée pour le polychromatisme de nature des pigments pourrait donc être ultérieurement précisée et restreinte. La séparation entre polychromatisme de nature des pigments et polychromatisme chromogranulaire pourrait être également revue suivant que les facteurs génétiques sont intrinsèques ou extrinsèques. L'état actuel des connaissances n'a pas permis d'établir un classement basé sur ce critère. Dans chacun des deux groupes figurent certainement des facteurs autonomes, par exemple les deux gènes *mixtum* et *irregulare* responsables des deux phénotypes hétérochromes.

Polychromatismes de nature du pigment et de dégénérescence.

La séparation entre ces deux types de polychromatisme peut être compliquée dans le cas où la dégénérescence a une influence secondaire sur la couleur des chromogranules. La dégradation de ceux-ci entraîne une modification des pigments particulièrement nette après leur phagocytose par les haemocytes.

Ainsi le phénotype *fuscum*, classé dans le polychromatisme de nature des pigments est, en réalité, un cas particulier présentant des affinités à la fois avec trois classes de polychromatisme. Le gène *fu* semble avoir des effets principaux sur la nature des pigments et des effets pléiotropes sur la croissance des chromogranules et sur la sensibilité à l'action dégénérative du gène *infrafuscum*.

Polychromatisme structural et polychromatisme de dégénérescence.

L'originalité du polychromatisme structural par rapport aux trois autres classes, pouvait *a priori* n'être qu'apparente. La répartition des chromatophores aurait pu tenir à la présence, dans le système pigmentaire, de plusieurs types cellulaires différemment pigmentés. L'hétérochromie, dans de nombreux groupes zoologiques, est marquée par une répartition régulière des territoires pigmentaires entre plusieurs types de chromatophores. Elle peut aller jusqu'à une répartition entre des

chromatophores typiques et des chromatophores complètement dépigmentés (Mayer, 1965; Mintz, 1967; Silvers, 1958). Chez *Jaera albifrons,* aucun des phénotypes structuraux ou de dégénérescence ne se rapporte à de tels phénomènes. Au contraire, dans ces phénotypes, sous l'action de gènes modificateurs ou par compensation secondaire, les aires dépigmentées sont envahies par des chromatophores issus des régions voisines. Seuls les deux phénotypes *mixtum 2* et *irregulare* sont hétérochromes chez *Jaera albifrons.* Chaque fois, la répartition entre les deux types de chromatophores est irrégulière et le plus souvent asymétrique. Elle traduit une variation secondaire et aléatoire des chromatophores telle que les clones qu'ils forment sont indépendants des territoires qu'ils occupent. Cette panachure n'étant pas fixée, les deux phénotypes hétérochromes n'ont pas été rangés dans le polychromatisme structural, mais interprétés comme des individus mosaïques. Cependant les résultats obtenus n'excluent pas définitivement l'hypothèse d'une modification de l'activité des gènes et non pas des gènes eux-mêmes dans les différentes catégories cellulaires. Rapportée à des phénomènes de différenciation cellulaire, cette hétérochromie pourrait alors être rattachée au polychromatisme structural.

La distinction entre polychromatisme structural et polychromatisme de dégénérescence reste soumise à une interprétation dans certains cas. Deux phénotypes appartenant chacun à l'une des deux classes peuvent réaliser des combinaisons stables par le jeu des liaisons génétiques ou bien manifester des convergences phénotypiques. Nous retrouvons, dans l'interprétation du phénotype *immaculatum* absolument dépourvu de chromatophores, les trois causes possibles de dépigmentation retenues chez les Vertébrés (Foster, 1965; Mayer, 1965, 1967) :

— défaut de différenciation des chromatophores (cf. *anormale*),

— migration défectueuse des chromatophores (cf. *maculatum*),

— défaut de survie des chromatophores dans leur territoire définitif (cf. certains *infranigrum* ou *infrafuscum*).

L'évolution ontogénique des phénotypes appartenant à ces deux classes de polychromatisme est, de toute façon, soumis aux mêmes modalités de répartition des chromatophores. Comme chez les Vertébrés, la migration des chromatophores (Rawles, 1955), est à la fois soumise aux interactions entre ceux-ci (Haan, 1958; Twitty, 1944,

1945; Twitty et Niu, 1948, 1954; Reams, 1967) et aux actions des tissus environnants, obstacles mécaniques (Rawles, 1944, 1945), chimiotactisme (Holtfretter, 1947; Sengel, 1958), etc.

Polychromatisme d'intensité de la pigmentation.

Les quatre principaux niveaux de réaction pigmentaire qui définissent les quatre grandes classes de polychromatisme rendent compte de la difficulté d'étude de l'intensité de la pigmentation. Dans l'état actuel de nos connaissances, cette classe de polychromatisme ne peut être clairement définie sans faire appel à la fois aux quatre critères de définition des autres classes. L'intensité globale de la pigmentation d'un individu peut varier en fonction de la quantité de pigment fixé dans chaque chromogranule (nature du pigment et structure chromogranulaire), en fonction du nombre de chromogranules dans chaque chromatophore (polychromatisme chromogranulaire), en fonction de la forme des chromatophores (nombre des ramifications et dégénérescence), en fonction du nombre et de la répartition des chromatophores (polychromatisme structural). De plus l'intensité de pigmentation peut dépendre de circonstances extérieures, non génétiques, comme l'équilibre trophique des individus. L'aspect quantitatif et multifactoriel du polychromatisme d'intensité pigmentaire et particulièrement du phénotype *ultranigrum* (Bocquet, 1953), souligne cette complexité.

Faute de moyens de mesure précis, fidèles et représentatifs, l'étude du polychromatisme d'intensité pigmentaire n'a pas été poursuivie. Il est apparu cependant, dans l'étude du polychromatisme chromogranulaire, que les facteurs récessifs mis en évidence pouvaient, à l'état hétérozygote, fortement réduire cette intensité.

IV. — LES ÉLÉMENTS GÉNÉTIQUES DU POLYCHROMATISME

Le but de mon travail était de rassembler des éléments d'étude du polygénotypisme des *Jaera albifrons* Leach et, par conséquent, d'effectuer l'analyse génétique de tous les phénotypes reconnus par

une simple technique d'observation à différents niveaux anatomiques ou cellulaires. Des techniques plus fines permettraient sans doute de découvrir beaucoup d'autres éléments génotypiques, mais la plupart ne seraient probablement pas utilisables pour l'étude comparée du polygénotypisme dans les populations naturelles.

Pour les seuls gènes du polychromatisme et abstraction faite des gènes sauvages, mon travail a porté le nombre d'éléments connus à 43, ce qui fait plus que doubler le nombre de ceux qui avaient été répertoriés jusqu'à maintenant chez *Jaera albifrons* par Bocquet (1953). Toutes les confrontations génétiques n'ont pas réussi, mais les résultats expérimentaux obtenus ont permis d'établir l'existence d'au moins cinq groupes de gènes liés, de découvrir un ensemble d'interactions et de synergies géniques et d'entrevoir comment des recherches futures permettront de leur attribuer une signification évolutive.

A) Synthèse des résultats génétiques

L'analyse génétique des phénotypes pigmentaires a été effectuée dans des souches issues d'un petit nombre de populations naturelles. Afin de comparer ultérieurement les résultats génétiques aux résultats cytogénétiques (Lécher, 1967), il importe de préciser les populations naturelles utilisées et leur caryotype.

Liste des populations utilisées dans l'analyse génétique (Nomenclature d'après Bocquet et Prunus, 1963; Solignac, 1967; Prunus, 1968) :

Jaera (*albifrons*) *albifrons* Forsman.

(G) Granville (Manche, nombre d'autosomes n = 11 (Lécher, 1967).
(K) Kiel (Allemagne), n = 12 (Staiger et Bocquet, 1956).
(L) Luc-sur-mer (Calvados), n = 11 (Lécher, 1964).
(N) Longues-sur-mer (Calvados), n = 11 (Lécher, 1967).
(R) Roscoff (Finistère), n = 8 ou 9 (Staiger et Bocquet, 1956).

Jaera (*albifrons*) *forsmani* Bocquet.

(R) Roch'Iliévec (Finistère), n = 8 (Staiger et Bocquet, 1956).
(S) Anse Saint-Martin (Manche), n indéterminé.

Jaera (*albifrons*) *praehirsuta* Forsman.

forme *paucahirsuta* (SOLIGNAC, 1967)

(H) Sainte-Honorine-des-Perthes (Calvados), n indéterminé.

(L) Luc-sur-mer (Calvados), n indéterminé.

forme *hirsuta* (SOLIGNAC, 1967)

(P) Penzé (Finistère), n = 10 (STAIGER et BOCQUET, 1956).

TABLEAU A

Caractères des gènes liés au gène B, formant le groupe I.

Gènes	Population d'expérim.	Symbole	Dominant récessif D ou *r*	Pénétrance comp. = C part. = P	Allèles	Classe de Polychrom.	Remarques
album-medio-lineatum	J.(a.)f. (R)(°) J.(a.)p.(L)	*aml*	*r*	C		S	
album-utrinque-lineatum	J.(a.)a.(R)(°) J.(a.)f. (S)	*aul*	(*r*)	P?	*it*?	S	
aurantiacum	J.(a.)f. (R)(°) J.(a.)a.(R)(°)	*A*	D	C	*S*?	N	
bifasciatum	toutes	*B*	D	C	*Pb*?	S	référ.
castaneum	J.(a.)f. (S)	*ca*	*r*	C		N	
disparatum 2	J.(a.)a.(G)	*di*^{2}	*r*	P		D	
intricatum	J.(a.)f. (R)(°) J.(a.)a.(L)	*it*	*r*	C	*aul*? *T*?	S	
malvaceum	J.(a.)f. (R)	*ma*	*r*	C	*ro*	N	
mixtum 1	J.(a.)a.(G)	*mi*^{1}	*r*	C	*mi*^{2}, *ru*	N	
mixtum 2	J.(a.)a.(G)(N)	*mi*^{2}	*r*	C	*mi*^{1}, *ru*	N	(1)
modificateur	J.(a.)f. (R)(°)	*M*	D	P?		S	(2)
pseudo-bifasciatum	J.(a.)a.(R)(°)	*Pb*	D	C	*B*?	S	
roseum	J.(a.)a.(N) J.(a.)p.(L)(H)	*ro*	*r*	C	*ma*	N	(3)
rubrum 1	J.(a.)a.(R)(°) J.(a.)a.(N)(G) J.(a.)p.(L)(H)	*ru*^{1}	*r*	C	*ru*^{2}, *mi*	N	
rubrum 2	J.(a.)a.(N)	*ru*^{2}	*r*	C	*ru*^{1}, *mi*	N	
sepia	J.(a.)a.(K)(°)	*S*	D	C	*A*?	N	
trifasciatum	J.(a.)f. (R)(°)	*T*	D	C	*it*?	S	
violaceum	J.(a.)f. (R)(°) J.(a.)p.(P)(°)	*V*	D	C		N	

Classes de polychromatisme auxquelles ils appartiennent (D = dégénérescence, N = nature du pigment, S = structural).

(1) : ce gène à effet autonome semble instable et détermine un phénotype hétérochrome. (2) : l'expression de *M* est subordonnée à la présence de *B*. (3) : le gène *ro*, trouvé dans trois contextes polygénotypiques, y détermine trois aspects phénotypiques différents. (°) : expérimentation BOCQUET, 1953.

Comme le souligne Bocquet (1953, 1967), beaucoup de gènes du polychromatisme sont liés au gène *B*, choisi comme référence du groupe I qui comprend maintenant 18 gènes (tableau A). La détermination des liaisons est simplifiée dans ce groupe par la référence au gène *B*, dominant, à pénétrance complète et à expression précoce et très marquée. Ainsi, tous les gènes du polychromatisme sauf un (*sd*), ont pu être situés par rapport au gène *B*. Parmi ces 18 gènes, 10 sont des caractères de nature du pigment et sept sont des caractères structuraux. Le faible taux d'enjambement entre les différents *loci* du groupe I, ne permet pas d'établir de carte chromosomique. Cependant les combinaisons observées établissent l'existence de plusieurs *loci* différents, probablement une dizaine.

Tableau B

Caractères des gènes appartenant aux groupes II, III, IV, et V.

Gènes	Population d'expérim.	Symbole	Dominant récessif D ou *r*	Pénétrance comp. = C part. = P	Allèles	Classe de Polychrom.	Remarques
Groupe II							
fuscum	J.(a.)f. (S)	*fu*	*r*	C		N?	référ.
igneum	J.(a.)f. (S)	*ig*	*r*	C		C	
Groupe III							
expansum	J.(a.)f. (S)	*E*	D	C?		S	
purpureum	J.(a.)f. (S)	*P*	D	C		N	(1) référ.
Groupe IV							
album	J.(a.)f. (R)	*al*	*r*	C	*rd*, *pp*?	C	référ.
decoloratum	J.(a.)a. (N)	*de*	*r*	C	*ir*?	C	
irregulare	J.(a.)f. (R)	*ir*	*r*	C	*de*?	C	(2)
pararoseum	J.(a.)a. (N)	*pr*	*r*	C		C	(3)
pseudo-purpureum	J.(a.)p.(H)	*pp*	*r*	C	*rd*, *al*?	C	(4)
rubro-decoloratum	J.(a.)p.(L)	*rd*	*r*	C	*al*, *pp*	C	
Groupe V							
pseudo-immaculatum	J.(a.)p.(L) J.(a.)f. (R)	*pi*	*r*	C		C	

Classes de polychromatisme auxquelles ils appartiennent (C = chromogranulaire, N = nature du pigment, S = structural).

(1) : le symbole *P* est maintenu pour ce gène; je propose de lever la confusion avec le gène « préopercule » (Bocquet et Lécher, 1968) en attribuant au gène récessif responsable de l'absence de préopercule, le symbole *po*. (2) : le gène *ir*, à effet autonome, présente deux niveaux d'expression et détermine un phénotype hétérochrome. (3) : l'appartenance de *pr* au groupe IV n'est pas définitivement établie. (4) : le gène *pp* est léthal ou associé à un gène léthal, aucun individu homozygote n'ayant pu être observé.

Quatre autres groupes de gènes liés sont apparus, surtout à partir de l'analyse du polychromatisme chromogranulaire (tableau B). Dans l'état actuel, le groupe IV rassemble la plupart des gènes du polychromatisme chromogranulaire et eux seuls. La détermination des liaisons des groupes II, IV et V nécessite une longue expérimentation, car aucun gène dominant n'y est encore connu.

TABLEAU C

Caractères des gènes dont l'analyse expérimentale est incomplète.

Les abréviations utilisées sont les mêmes que pour les tableaux A et B.

(1) : le gène $+^{ca}$ (groupe 1) est un suppresseur de *ge*. (2) : les gènes *if* et in^2 sont liés. (3) : le gène *pu* n'est probablement que le gène majeur d'un système polygénique. (4) : les gènes *mc* et *re* pourraient être des allèles.

(°) : expérimentation BOCQUET, 1953.

Gènes	Population d'expérim.	Symbole	Dominant récessif D ou *r*	Pénét. C ou P	Groupes non liés	Classes de Polychrom.	Remarques
anormale	J.(a.)a.(L) J.(a.)f.(R)(S)	*an*	*r*	P	I,II	D	
disparatum 1	J.(a.)f.(S)	di^1	*r*	P	I,II	D	
geranium	J.(a.)f.(S)	*ge*	*r*	C?	I,III,IV	N?	(1)
infrafuscum	J.(a.)f.(S)	*if*	*r*	P	I,II,III,IV	D	(2)
infranigrum 1	J.(a.)a.(R)(°) J.(a.)f.(R)(°)	in^1	*r*	C?	I	D	
infranigrum 2	J.(a.)f.(S) J.(a.)p.(L)	in^2	*r*	C	I,II,III,IV	D	(2)
infranigrum 3	J.(a.)a.(R)	in^3	*r*	C	I	D	
immaculatum	J.(a.)a.(R)(°)	*im*	*r*	C	I	D?	
infraoculatum	J.(a.)a.(N)	*io*	*r*	C	I	D	
maculatum	J.(a.)a.(N)	*mc*	*r*	C	I	S	(4)
punctatum	J.(a.)f.(R)	*pu*	(*r*)	P	I,IV	S	(3)
reticulatum	J.(a.)a.(N) J.(a.)f.(S)	*re*	*r*	P	I	S	(4)
sub-decoloratum	J.(a.)a.(R)(°)	*sd*	*r*	C?	—	S	
unifasciatum	J.(a.)f.(R)(°)	*un*	*r*	?	I?	D?	

Quatorze gènes restent à situer par rapport aux quatre derniers groupes (tableau C). L'analyse génétique est encore incomplète, notamment pour les gènes responsables du polychromatisme de dégénérescence. Dans ce cas, les aspects phénotypiques tardifs et souvent temporaires compliquent la surveillance matérielle de l'expérimentation génétique et augmentent le volume d'élevage nécessaire dans des proportions que je n'ai pu atteindre. Il est vraisemblable que les

gènes *if* et *in*^{2} constituent un sixième groupe de liaison mais les résultats de leur confrontation avec le gène *pi* (groupe V) sont insuffisants pour prouver leur indépendance vis-à-vis de ce dernier.

En définitive nous disposons actuellement, pour l'analyse génétique comparée des populations naturelles chez *Jaera albifrons* Leach, de neuf gènes dominants, vingt-sept gènes récessifs et sept gènes à dominance partielle ou à pénétrance incomplète. Trente-trois gènes sont conservés en référence dans des souches d'élevage, soit en souche pure, soit avec une fréquence suffisante pour autoriser toute expérimentation.

Les caractères résumés dans les tableaux A, B, C pour les différents gènes du polychromatisme représentent évidemment un schéma très simplifié de leur expression. Celle-ci sera discutée en même temps que les synergies géniques, dans le prochain paragraphe.

B) Synergies géniques

Les caractères phénotypiques utilisés ne sont que des repères de l'action des gènes à différents niveaux biochimiques. L'équilibre du système pigmentaire, chez un individu donné, résulte de l'intervention d'un grand nombre de gènes. Il faudra déterminer ceux qui sont autonomes, agissant à partir du génotype des chromatophores eux-mêmes et ceux qui sont extrinsèques, intervenant à partir de la constitution génétique de l'ensemble des tissus. Chez les Vertébrés, de nombreuses études de la pigmentation ont permis de distinguer ces deux types d'action génique (Markert et Silvers, 1956; Rawles, 1948; Silvers, 1957; Chibon, 1967). Ces connaissances sont nécessaires pour interpréter beaucoup d'expériences (Baker, 1963; Markert et Silvers, 1956; Mintz, 1967; Sengel, 1958). Le génotype des chromatophores est l'élément directeur du phénotype dans certains cas (Rawles, 1944; Silvers, 1961) ou bien c'est le génotype général de l'individu qui impose les caractères pigmentaires (Beadle et Ephrussi, 1936; Ephrussi et Beadle, 1937; Mayer, 1965). Chez *Jaera albifrons*, peu de gènes peuvent être d'ores et déjà classés suivant ce critère, mais il existe certainement des facteurs autonomes (*mi* et *ir*) et des facteurs extrinsèques (*A* et *P*).

Le problème des synergies géniques est également posé pour les hétérozygotes. Dans presque tous les cas, ils ne sont pas distincts avec les moyens de détection utilisés, mais ils le seront probablement par des techniques plus précises. La situation fut la même dans de nombreuses recherches génétiques, par exemple chez la Drosophile (Hadorn, 1958). Il en résulte que la dominance et la récessivité déterminées par expérimentation génétique sont schématiques et valables seulement dans le contexte génotypique où le gène a été mis en évidence. Dans ce contexte, de nombreux autres gènes interviennent secondairement en contrôlant des processus biologiques fondamentaux, comme la vitesse de développement (Ford et Huxley, 1927).

Cette synergie, souvent masquée dans l'expérimentation au sein d'une souche donnée, devient apparente après une étude quantitative par l'intermédiaire de plusieurs souches (*intricatum, anormale, punctatum*). Les problèmes de la pigmentation des *Jaera albifrons*, sous l'action de systèmes polygéniques, rejoignent alors les problèmes généraux de la croissance et de la biométrie du même groupe systématique (Prunus, 1968).

L'action simultanée de plusieurs systèmes de gènes sur l'équilibre pigmentaire est particulièrement sensible dans l'analyse du polychromatisme structural. Elle interdit, dans l'état actuel de nos connaissances, toute analyse rigoureuse du polychromatisme d'intensité pigmentaire.

C) Signification évolutive

L'analyse du polygénotypisme des *Jaera albifrons* Leach, entreprise à partir des éléments génétiques que j'ai rassemblés, devra tenir compte de plusieurs remarques impliquées ou confirmées dans ce travail.

Il se confirme que près de la moitié des gènes du polychromatisme des *Jaera albifrons* sont liés (Bocquet, 1953, 1967). Cette interdépendance a certainement une signification évolutive et joue un rôle important dans l'équilibre du polychromatisme de nature des pigments et du polychromatisme structural, cryptiques (Ford, 1965) ou non. Plusieurs des gènes du groupe I constituent probablement des super-

gènes (Ford, 1964, 1965), marquant un degré assez élevé d'évolution génétique.

L'étude des phénotypes chromogranulaires a mis en évidence un autre groupe de gènes liés dont l'interdépendance est encore plus forte, trois *loci* probablement très voisins pouvant être le siège de gènes à effets complémentaires (Serra, 1965). Les fréquences respectives des gènes du groupe IV ne sont probablement pas indépendantes.

Même en dehors de ces deux groupes particuliers, quelques analyses expérimentales et la surveillance de nombreuses souches d'élevage tendent à montrer une action réciproque dans la sélectivité de certains gènes (*expansum* et *purpureum*, *fuscum* et *igneum*, *fuscum* et *infrafuscum*, etc.).

Enfin tous ces résultats ont été obtenus à partir des descendances d'un petit nombre de femelles (environ 400) récoltées fécondées dans les populations naturelles citées. Environ un quart de ces femelles ont produit des descendants appartenant à des phénotypes rares, déterminés par des gènes récessifs, plusieurs d'entre eux n'ayant pu, d'ailleurs, être analysés et quelques uns étant présents dans plusieurs souches. L'ensemble montre, malgré la rareté des phénotypes considérés dans les populations naturelles, la réalité du polygénotypisme (Boesiger, 1965, 1967) et la variété des équilibres évolutifs qui peuvent en résulter chez *Jaera albifrons* Leach.

V. — CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Au cours de cette étude de la pigmentation des *Jaera albifrons* Leach, partant des connaissances apportées par Bocquet (1953), j'ai pu approfondir l'analyse dans deux grandes directions.

1) *Equilibre du système pigmentaire.*

Par une approche génétique et par l'examen de toute la gamme possible de variations phénotypiques, j'ai pu établir quatre types de polychromatisme correspondant à autant de niveaux de développement de la pigmentation. Les modifications génétiques de l'équilibre du

système pigmentaire apportent des informations sur son organisation, sur son ontogenèse et sur sa croissance dans les conditions normales.

Les réactions différentielles des effecteurs pigmentaires aux gènes du polychromatisme ont confirmé des affinités entre les cellules oculaires périphériques et les chromatophores. Elles montrent aussi la pluralité des catégories de cellules pigmentaires oculaires, déjà mise en évidence chez d'autres Crustacés, quelquefois par les mêmes biais génétiques (Anders, 1955). Les phénotypes hétérochromes exceptionnels permettent d'affirmer l'individualité des chromatophores, même dans le cas où leurs ramifications sont étroitement intriquées.

L'interprétation de certains phénotypes structuraux confirme que les chromatophores forment une population cellulaire séparée des autres tissus très tôt au cours de l'embryogenèse. Plusieurs génotypes marquent les différentes étapes ontologiques du système pigmentaire; ils constituent une série retraçant l'évolution des chromatophores depuis leur origine, au voisinage du tube neural, jusqu'à leur disposition définitive, dans l'hypoderme dorsal.

La croissance et l'expansion de la pigmentation dans les phénotypes structuraux ou lors de la compensation des phénotypes de dégénérescence sont interprétées par des répulsions mutuelles des chromatophores. Les processus de migration et de croissance des chromatophores de *Jaera albifrons* rappellent ainsi les interactions qui président au développement du système pigmentaire des Vertébrés.

Les nombreuses souches sélectionnées, maintenues en élevage, permettront de poursuivre les recherches dans ce domaine. Elles permettront encore d'entreprendre l'étude biochimique des pigments de *Jaera albifrons*. La connaissance de cette super-espèce reste, dans ce domaine, très réduite et en deçà des connaissances acquises pour le polychromatisme de plusieurs Insectes (*Drosophila*, *Ephestia* notamment) depuis de nombreuses années (Nolte, 1950, 1952; Kühn, 1956). Il faudra préciser, par exemple par des techniques enzymologiques (Muth, 1969), le support biochimique des variations polychromatiques révélées par l'expérimentation génétique. Dans ce cadre, les techniques de mutation somatique par irradiation (Arnheim, 1967) permettraient de repérer les mutations qui correspondent à des caractères autonomes des chromatophores.

Enfin les nombreuses souches, sélectionnées pour leurs caractères polychromatiques pourraient servir à aborder le problème fondamental du rôle joué par les chromatophores dans le métabolisme général. Les ommochromes des *Jaera albifrons* ont-ils un rôle respiratoire comme ceux de certains Lépidoptères (Buckman, 1964) ? Dans ce cas le polychromatisme, considéré comme un polymorphisme équilibré (Ford, 1964) devrait être soumis à une expérimentation écophysiologique. Par là-même, les interactions sélectives des gènes du polychromatisme prendraient une nouvelle signification.

2) *Eléments du polygénotypisme.*

Mon travail a fait franchir une nouvelle étape dans la connaissance génétique des *Jaera albifrons* Leach, le nombre des gènes connus étant maintenant plus que doublé par rapport au travail de base (Bocquet, 1953).

Ces résultats génétiques prennent toute leur valeur par la sélection et le maintien de nombreuses souches en élevage. Comme dans beaucoup d'autres domaines de la recherche biologique, l'existence de souches de référence, entretenues au laboratoire pendant plusieurs générations, pourra contribuer à de nouvelles expérimentations sur les *Jaera albifrons.*

Les gènes du polychromatisme pourront servir de marqueurs expérimentaux et permettront de nombreuses vérifications. L'ensemble des 43 gènes pigmentaires maintenant connus et répartis en cinq groupes de liaison, devrait permettre de progresser dans la connaissance du polymorphisme chromosomique (Lécher, 1967) et dans l'étude des hybridations interspécifiques en cours.

L'analyse effectuée chez *Jaera albifrons* a montré que les homologies génétiques ne peuvent être établies qu'à partir d'une convergence de résultats. Il apparaît que des critères phénotypiques ou ontogéniques seuls ne suffisent pas à démontrer de telles homologies ni, *a fortiori*, à les utiliser dans des problèmes de génétique évolutive (Lueken, 1966). Leur connaissance est cependant indispensable dans un essai de systématique évolutive et la poursuite des recherches génétiques et cytogénétiques chez *Jaera* permettra d'en retenir un certain nombre.

Les résultats que j'ai obtenus devront être appliqués à l'analyse comparée des populations naturelles. Les connaissances actuelles sur la génétique des *Jaera albifrons* montrent que cette analyse aura une signification différente à la fois des études équivalentes classiques effectuées chez la Drosophile, d'une part, et chez *Sphaeroma serratum*, d'autre part (Bocquet et coll., 1951, 1960; Lejuez, 1966; Bocquet, 1967b).

Chez les Drosophiles, un très grand nombre de mutations sont connues, mais presque toutes sont récessives. L'analyse polygénotypique y est donc limitée au crypto-polymorphisme. Chez les Sphéromes, la richesse du polychromatisme des populations naturelles correspond essentiellement à des gènes dominants, les conditions biologiques de reproduction interdisant l'utilisation du crypto-polymorphisme. Chez les *Jaera albifrons*, nous disposons à la fois de gènes polychromatiques dominants et de caractères crypto-polymorphiques naturels.

La richesse et l'originalité du polychromatisme des *Jaera albifrons* voient leur valeur expérimentale augmentée encore par l'absence d'adaptation chromatique physiologique. Il est possible, d'ailleurs, que cette absence d'adaptabilité individuelle soit compensée globalement par le polychromatisme génétique.

Comme les Sphéromes, les *Jaera* occupent une étroite zone littorale et les populations de chaque espèce ont une distribution linéaire qui simplifie l'étude de leurs relations. De plus, les distributions parallèles des espèces de *Jaera albifrons* Leach, sur les côtes d'Europe occidentale, confèrent à ce complexe évolutif une situation exceptionnelle.

Les résultats rassemblés dans ce mémoire, pourront contribuer à l'analyse de cette super-espèce et à la solution des problèmes généraux de génétique des populations et de systématique évolutive qu'elle pose.

LISTE DES TRAVAUX ORIGINAUX DONT LA SYNTHÈSE EST EFFECTUÉE DANS LE PRÉSENT MÉMOIRE

1968. Cléret (J. J.). — La pigmentation des *Jaera albifrons* Leach. I. Le polychromatisme lié à la nature du pigment. *Arch. Zool. exp. gén.*, **109**, 339-402.

1969a. Cléret (J. J.). — La pigmentation des *Jaera albifrons* Leach. II. Le polychromatisme chromogranulaire. *Arch. Zool. exp. gén.*, **110**, 31-82.

1969b. Cléret (J. J.). — La pigmentation des *Jaera albifrons* Leach. III. Le polychromatisme de dégénérescence du système pigmentaire. A. Etude phénotypique. *Arch. Zool. exp. gén.*, **110**, 373-416.

1969c. Cléret (J. J.). — La pigmentation des *Jaera albifrons* Leach. III. Le polychromatisme de dégénérescence du système pigmentaire. B. Etude génétique. *Arch. Zool. exp. gén.*, **110**, 563-593.

1970. Cléret (J.J.). — La pigmentation des *Jaera albifrons* Leach. IV. Recherches complémentaires sur le polychromatisme structural. *Arch. Zool. exp. gén.*, **111**.

BIBLIOGRAPHIE

1955. Anders (A.). — Untersuchungen über die Pigmente einiger Augenfarbmutanten von *Gammarus pulex* L. *Verhandl. Deut. Zool. Ges. Zool. An.*, **19**, 286-291.

1950. Arkin (H.), Colton (R. R.). — Tables for statisticians. Barnes and Noble edit., N.-Y., 152 pp.

1967. Arnheim (N.). — The regional effect of two mutants in *Drosophila* analysed by means of mosaics. *Genetics*, **56**, 253-263.

1959. Baglioni (C.). — Genetic control of tryptophan peroxydase-oxydase in *Drosophila melanogaster*. *Nature*, **184**, 1084-1085.

1960. Baglioni (C.). — The genetic control of tryptophan pyrrolase in *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, **15**, 87-96.

1963. Baker (W. K.). — Genetic control of pigment differentiation in somatic cells. *Amer. Zool.*, **3**, 57-69.

1960. Baker (R. V.,) Birbeck (M. S. C.), Blaschko (H.), Fitzpatrick (T. B.), Seiji (M.). — Melanin granules and mitochondria. *Nature*, **187**, 392-394.

L'auteur exprime sa profonde reconnaissance à C. Bocquet dont la direction et les conseils ont permis ce travail, et remercie M[lle] N. Demeusy, R. Lejuez et particulièrement J. Signoret pour leur aide et leurs critiques du manuscrit.

1958. Barnicot (N. A.), Birbeck (M. S. C.). — The electron microscopy of human melanocytes and melanin granules. *in* The biology of hair growth, Acad. Press, N.-Y., 229-253.

1936. Beadle (G. W.), Ephrussi (B.). — The differentiation of eye pigment in *Drosophila* as studied by transplantation. *Genetics*, **21**, 225-247.

1941. Beadle (G. W.), Tatum (E. L.). — Genetic control of biochemical reactions in *Neurospora*. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, **27**, 499-506.

1941. Becker (E.). — Die pigmente des Ommin- und Ommatingruppe, eine neue Klasse von Naturfarbstoffen. *Naturwiss.*, **29**, 237-242.

1963. Birbeck (M. S. C.). — Electron microscopy of melanocytes : the fine structure of hair-bulb premelanosomes. *Ann. N.-Y. Acad. Sc.*, **100**, 540-547.

1947. Bocquet (C.). — Etude d'une mutation chez *Jaera marina* (Fabr.) (Isopode Asellote). *C. R. Acad. Sc.*, **225**, 897-899.

1949. Bocquet (C.). — La mutation *rubra* de *Jaera marina* (Fabr.) (Isopode Asellote). *C. R. Acad. Sc.*, **228**, 1521-1523.

1951. Bocquet (C.). — Recherches sur *Tisbe* (= *Idyaea*) *reticulata n. sp.* Essai d'analyse génétique du polychromatisme d'un Copépode Harpacticoïde. *Arch. Zool. exp. gén.*, **87**, 335-416.

1953. Bocquet (C.). — Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). Essai de systématique évolutive. *Arch. Zool. exp. gén.*, **90**, 187-450.

1954. Bocquet (C.). — Evolution of a superspecies of Isopods. *System. Zool.*, **3**, 148-162.

1957. Bocquet (C.). — Sensibilité métamérique à certaines actions géniques chez les Crustacés. *C. R. Acad. Sc.*, **244**, 1966-1968.

1960. Bocquet (C.). — Sur un phénotype « semi-pigmenté » réalisé chez de rares *Sphaeroma serratum* (F.). *Bull. Soc. Linn. Norm.*, 10e s., **1**, 210-212.

1967a. Bocquet (C.). — Titres et travaux scientifiques.

1967b. Bocquet (C.). — Remarques sur le polychromatisme géographique de *Sphaeroma serratum* (F.) et description du phénotype nouveau *bimaculatum*. *Ann. Biol.*, **6**, 435-444.

1968. Bocquet (C.), Lécher (P.). — Sur une anomalie génétique entraînant la stérilité chez certains mâles de *Jaera albifrons*. *C. R. Soc. Biol.*, **162**, 355-358.

1960. Bocquet (C.), Lejuez (R.), Teissier (G.). — Génétique des populations de *Sphaeroma serratum* (F.). III. Comparaison des populations mères et des populations filles pour les Sphéromes du Cotentin. *Cah. Biol. Mar.*, **1**, 279-294.

1951. Bocquet (C.), Lévi (C.), Teissier (G.). — Recherches sur le polychromatisme de *Sphaeroma serratum* (F.). *Arch. Zool. exp. gén.*, **87**, 245-298.

1963. Bocquet (C.), Prunus (G.). — Recherches complémentaires sur le polytypisme de la super-espèce *Jaera albifrons* Leach = *Jaera marina* (Fabr.). I. Redescription de l'espèce *Jaera* (*albifrons*) *posthirsuta* Forsman. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **97**, 343-353.

1965. Boesiger (E.). — Tendances actuelles de la génétique des populations. in Acquisitions récentes en Biologie, Edit. Montaigne, Paris, 147-174.

1967. Boesiger (E.). — La signification évolutive du polygénotypisme des populations naturelles. *Ann. Biol.*, **6**, 445-464.

1968. Brumbaugh (J. A.). — Ultrastructural differences between forming eumelanin and phaeomelanin as revealed by the pink-eye mutation in the fowl. *Dev. Biol.*, **18**, 375-390.

1964. Buckman (D.). — Zur Frage einer respiratorischen Funktion von Ommochromen. *Naturwiss.*, **51**, 344-346.

1957. Butenandt (A.). — Ueber Ommochrome, eine Klasse naturlicher Phenoxazon Farbstoffe. *Angew. Chem.*, **69**, 16-20.

1960. Butenandt (A.), Biekert (E.), Kuebler (H.), Linzen (B.). — Ueber Ommochrome. XX. Zur Verbreitung der Ommatine im Tierreich. Neue Methoden zu ihrer Identifizierung und quantitativen Bestimmung. *Z. Physiol. Chem.*, **319**, 238-256.

1967. Butenandt (A.), Neubert (G.), Schäfer (W.). — Ueber Ommochrome. XXIV. Zur Konstitution der Ommine. *Monat. Chem. Ost.*, **98**, 946-955.

1966. Chibon (P.). — Analyse expérimentale de la régionalisation et des capacités morphogénétiques de la crête neurale chez l'Amphibien Urodèle *Pleurodeles waltlii* Michah. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, **36**, 107 p.

1967. Chibon (P.). — L'acquisition de la pigmentation tégumentaire spécifique chez les Vertébrés. *Ann. Biol.*, **6**, 83-96.

1966a. Cléret (J. J.). — La pigmentation chez deux espèces de *Tanais* des côtes de la Manche. *Arch. Zool. exp. gén.*, **107**, 677-691.

1966b. Cléret (J. J.). — Etude d'un facteur polygynique chez *Jaera albifrons* Leach (*Crustacea, Isopoda*). *Bull. Soc. Linn. Norm.*, 10e s., **7**, 161-169.

1949. Dalton (H. C.). — Developmental analysis of genetic differences in pigmentation in the Axolotls. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, **35**, 277-283.

1950a. Dalton (H. C.). — Comparison of white and black Axolotl chromatophores *in vitro*. *J. Exp. Zool.*, **115**, 17-36.

1950b. Dalton (H. C.). — Inhibition of chromatoblasts migration as a factor in the development of genetic differences in pigmentation in white and black Axolotls. *J. Exp. Zool.*, **115**, 151-173.

1967. Debabrata (G.), Forrest (H. S.). — Enzmatic studies on the hydroxylation of kynurerin in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **55**, 423-431.

1935. Dushane (G. P.). — An experimental study of the origin of pigment cells in Amphibia. *J. Exp. Zool.*, **72**, 1-31.

1945. Ephrussi (B.). — Studies of eye pigments in *Drosophila*. III. The heterogeneity of the « red pigment » as revealed by the effects of white alleles and by the color changes during development. *Genetics*, **30**, 71-83.

1937. Ephrussi (B.), Beadle (G. W.). — Development of eye colors in *Drosophila*. Transplantations experiments on the interaction of vermilion with other eye colors. *Genetics*, **22**, 65-75.

1960. Falconer (D. S.). — Introduction to quantitative genetics. Oliver and Boyd edit., Edinburg, 365 pp.

1965. Fingerman (M.). — Chromatophores. *Phys. Rev. U.S.A.*, **45**, 296-339.

1964. Ford (E. B.). — Ecological genetics. Methuen edit., London, 335 pp.

1965. Ford (E. B.). — Genetic polymorphism. Faber and Faber edit., London, 101 pp.

1927. Ford (E. B.), Huxley (J. S.). — Mendelian genes and rates of development in *Gammarus chevreuxi*. *J. Exp. Biol.*, **5**, 121-134.

1959. Forrest (H. S.). — The ommochromes. *in* Conference on Biology of normal and atypical pigment cell growth. Gordon edit., N.-Y., 619-630.

1944. Forman (B.). — Beobachtungen über *Jaera albifrons* Leach an der schwodischen west Küste. *Ark. Zool.*, **35**, 1-33.

1949. Forsman (B.). — Weitere Studien über die Rassen von *Jaera albifrons* Leach. *Zool. Bid. Uppsala*, **27**, 451-463.

1965. Foster (M.). Mammalian pigment genetics. *Adv. Gen.*, **13**, 311-339.

1969. Fristrom (D.). — Cellular degeneration in the production of some mutant phenotypes in *Drosophila melanogaster*. *Mol. Gen. Genet. Germ.*, **103**, 363-379.

1958. Haan (R. L. de). — Cell migration and morphogenic movements. *in* The chemical basis of development. McElroy and Glass edit., Baltimore, 339-374.

1958. Hadorn (E.). — Contributions to the physiological and biochemical genetics of pteridines and pigments in Insects. *Proc. 10th Int. Cong. Genet.*, **1**, 336-354.

1947. Holtfreter (J.). — Observations on the migration, aggregation and phagocytosis of embryonic cells. *J. Morph.*, **80**, 24-55.

1958. Horizawa (M.). — Developmental genetic studies of tissue cultured eye discs of *Drosophila melanogaster*. I. Growth, differentiation and tryptophan metabolism. *Cytologia*, **23**, 468-477.

1956. Horowitz (N. H.). — Progress in developing chemical concepts of genetic phenomena. *Feder. Proceed.*, **15**, 818-822.

1969. Jaźdźewski (K.). — Ecology and bioloy of species of the *Jaera albifrons* group (Isopoda Asellota) in the bay of Puck, Polish Baltic Sea. *Crustaceana*, **17**, 265-281.

1956. Kühn (A.). — Versuche zur Entwicklung eines Modells der Genwirkungen. *Naturwiss.*, **54**, 259-267.

1967. Langer (H.). — Uber die Pigmentgranula im Facettenauge von *Calliphora erythrocephala*. *Z. Vergl. Physiol.*, **55**, 354-377.

1967. Linzen (B.). — Zur Biochemie des Ommochrome. Unterteilung, Vorkommen, Biosynthese und physiologische Zusammenhänge. *Naturwiss.*, **54**, 259-267.

1966. Linzen (B.), Ishiguro (I.). — 3-hydroxykinurenin bei *Bombyx mori*. Ein neuer Tryptophanmetabolit : 3-hydroxy-kinurenin-glucosid. *Z. Naturf.*, **21**, 132-137.

1964. Lécher (P.). — Recherches complémentaires sur le polytypisme de la superespèce *Jaera alifrons* Leach = *Jaera marina* (Fabricius). III. Etude chromosomique de différentes populations de *Jaera* (*albifrons*) *syei* Bocquet. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **98**, 415-431.

1967. Lécher (P.). — Cytogénétique du polymorphisme chromosomique robertsonien chez l'Isopode *Jaera* (*albifrons*) *syei* Bocquet. *Arch. Zool. exp. gén.*, **108**, 633-698.

1966. Lejuez (R.). — Comparaison morphologique, biologique et génétique de quelques espèces du genre *Sphaeroma* Latreille (Isopodes Flabellifères). *Arch. Zool. exp. gén.*, **107**, 469-668.

1966. Lueken (W.). — Ueber Farbgene und das Problem der Dominanz. *Verh. Deut. Zool. Ges. Göttingen*, **30**, sup. b., 407-412.

1965. Maier (W). — Elektronen mikroskopischer Vergleich von Retinula-Pigmentzellen der Wildform *wa*$^{+}$ und der Mutante *wa* von *Ephestia Kühniella* Z. *Z. Naturf.*, **20**, 312-314.

1956. Markert (C. L.), Silvers (W. K.). — The effects of genotype and environment on melanoblast differentiation in the house mouse. *Genetics*, **41**, 429-450.

1965. Mayer (T. C.). — The development of piebald spotting in mice. *Dev. Biol.*, **11**, 319-334.

1967. Mayer (T. C.). — Pigment cell migration in piebald mice. *Dev. Biol.*, **15**, 521-535.

1963. Mayr (E.). — Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, 797 pp.

1967. Mintz (B.). — Gene control of mammalian pigmentary differentiation. I. Clonal origin of melanocytes. *Proc. Nat. Acad. Sc. U.S.A.*, **58**, 344-351.

1954. Morice (E.), Chartier (F.). — Méthode statistique. Imp. Nat., Paris, (2 t.), 187 et 555 pp.

1961. Moyer (F. H.). — Electron microscope observations on the origin, development and genetic control of melaninic granules of the mouse eye. *in* The structure of the eye, Smelser edit., N.-Y., 469-486.

1966. Moyer (F. H.). — Genetic variations in the fine structure and ontogeny of mouse melanin granules. *Amer. Zool.*, **6**, 43-66.

1969. Muth (F. W.). — Quantitative Untersuchungen zum Pigmentierungsgescheben in der Augen der Mehlmotte *Ephestia kühniella*. III. Die Pigmentbildung im *a*-Stamm nach Injektion hohe Dosen von Kynurenin und der Versuche einer Deutung. *Wihlem Roux' Arch. Ent. Mech. Org.*, **162**, 56-77.

1957. Needham (A. E.), Brunet (P. C. J.). — The integumental pigment of *Asellus*. *Experientia*, **13**, 207-209.

1950. Nolte (D. J.). — The eye-pigmentary system of *Drosophila melanogaster* : the pigment cells. *J. Genet.*, **50**, 79-99.

1952. Nolte (D. J.). — The eye-pigmentary system of *Drosophila*. III. The action of eye colour genes. *J. Genet.*, **51**, 142-186.

1961. Nolte (D. J.). — The pigment granules in the compound eyes of *Drosophila*. *Heredity*, **16**, 25-38.

1966. Prunus (G.). — Le caractère « supermâle » de *Jaera* (*albifrons*) *syei* Bocquet et son déterminisme génétique. *Arch. Zool. exp. gén.*, **107**, 669-676.

1968. Prunus (G.). — Etude de systématique de populations chez l'Isopode *Jaera* (*albifrons*) *albifrons* Forsman. *Arch. Zool. exp. gén.*, **109**, 643-702.

1944. Rawles (M. E.). — The migration of melanoblasts after hatching into pigment-free skin grafts of the common fowl. *Physiol. Zool.*, **17**, 167-183.

1945. Rawles (M. E.). — Behaviour of melanoblasts derived from the coelomic lining in enterbreed grafts of wing skin. *Physiol. Zool.* **18**, 1-16.

1947. Rawles (M. E.). — Origin of pigment cells from the neural crest in the mouse embryo. *Physiol. Zool.*, **20**, 248-266.

1948. Rawles (M. E.). — Melanophores and pattern development. *Physiol. Rev.*, **28**, 383-408.

1955. Rawles (M. E.). — Skin and its derivatives. *in* Analysis of Development, Saunders edit., Philadelphie, 499-519.

1967. Reams (W. M. Jr). — Pigment cell population pressure within the skin and its role in the pigment cell invasion of extraepidermal tissues. *Advan. Biol. Skin*, **8**, 489-501.

1963. Sang (J. H.). — Penetrance, expressivity and thresholds. *J. Hered. U.S.A.*, **54**, 143-151.

1968. Schaible (R. H.). — Developmental of transitory piebald spotted and completely pigmented patterns in the chicken. *Dev. Biol.*, **18**, 117-148.

1958. Sengel (P.). — Recherches xpérimentales sur la différenciation des germes plumaires et du pigment de la peau de l'embryon de poulet en culture *in vitro*. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, **20**, 431-514.

1962. Serra (J. A.). — Gene theory : structural and functional subdivision of the gene. *Nucleus*, **5**, 147-158.

1965. Serra (J. A.). — Modern genetics. Acad. Press edit., N.-Y., 540 pp.

1964. Signoret (J.). — Le problème de la différenciation cellulaire et son abord expérimental. *Ann. Biol.*, **3**, 164-182.

1957. Silvers (W. K). — Melanoblast differentiation secured from different mouse genotypes after transplantation to adult mouse spleen or to chick embryo coelom. *J. Exp. Zool.*, **135**, 221-237.

1958. Silvers (W. K.). — Origin and identity of clear cells found in hair bulbs of albino mice. *Anat. Record*, **130**, 135-143.

1959. Silvers (W. K.). — Pigment spread in mouse skin. *J. Exp. Zool.*, **139**, 443-457.

1961. Silvers (W. K.). — Genes and the pigment cells of mammals. *Science*, **134**, 368-373.

1967. Solignac (M.). — Etude d'une forme nouvelle *paucahirsuta*, de l'espèce *Jaera* (*albifrons*) *praehirsuta* Forsman (Isopodes Asellotes). *Arch. Zool. exp. gén.*, **108**, 139-154.

1969. Solignac (M.). — Distributions contigües, sympatrie et hybridation naturelle chez la super-espèce *Jaera albifrons* Leach (Isopodes Asellotes). *C. R. Acad. Sc.*, **268**, 1610-1612.

1956. Staiger (H.), Bocquet (C.). — Les chromosomes de la super-espèce *Jaera marina* (F.) et de quelques autres *Janiridae*. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **90**, 1-32.

1927. Timofeeff-Ressovsky (N. W.). — Studies on the phenotypic manifestation of hereditary factors. *Genetics,* **12,** 128-198.

1966a. Tsujita (M.), Sakurai (S.). — Structure of chromogranules in the hypodermal cells of silkworm larvae. *Proc. Jap. Acad. Sc.,* **42,** 950-955.

1966b. Tsujita (M.), Sakurai (S.). — Chemical composition of chromogranules produced in the hypodermal cells of silkworm larvae. *Proc. Jap. Acad. Sc.,* **42,** 956-959.

1966c. Tsujita (M.), Sakurai (S.). — Development of chromogranules in the larval skin of silkworm. *Proc. Jap. Acad. Sc.,* **42,** 960-965.

1944. Twitty (V. C.). — Chromatophore migration as a response to mutual influences of the developing pigment cells. *J. Exp. Zool.,* **95,** 259-290.

1945. Twitty (V. C.). — The developmental analysis of specific pigment patterns. *J. Exp. Zool.,* **100,** 141-178.

1953. Twitty (V. C.). — Intercellular relations in the development of amphibian pigmentation. *J. Embryo. Exp. Morph.,* **1,** 262-268.

1948. Twitty (V. C.), Niu (M. C.). — Causal analysis of chromatophore migration. *J. Exp. Zool.,* **108,** 405-438.

1954. Twitty (V. C.), Niu (M. C.). — The motivation of cell migration studied by isolation of embryonic pigment cells singly and in small groups *in vitro*. *J. Exp. Zool.,* **125,** 541-573.

1922. Vavilov (N. I.). — The law of homologous series variation. *J. Genet.,* **12,** 47-87.

1961. Wilde (C. E.). — The differenciation of Vertebrate pigment cells. *Ad. Morphogen.,* **1,** 267-300.

1961. Ziegler (I.). — Genetic aspects of ommochrome and pterin pigments. *Adv. Genet.,* **10,** 349-403.

IMP. LOUIS-JEAN 05 GAP